

Crecimiento post-defoliación y eficiencia de uso de la radiación de especies forrajeras sometidas a estrés

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

María Mercedes Vassallo

Ingeniera Agrónoma - Facultad de Agronomía, UBA - 2006

Lugar de trabajo: Cátedra de Forrajicultura, IFEVA, Facultad de Agronomía,
Universidad de Buenos Aires, CONICET.



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Agustín A. Grimoldi

Ing. Agrónomo (UBA)

M. Sc. (UBA)

Dr. (Technische Universität München,
Freising-Weihenstephan, Alemania)

Co-director

Martín Oesterheld

Ing. Agrónomo (UBA)

PhD. en Biología (Syracuse University)

Consejero de Estudios

Gervasio Piñeiro Guerra

Ing. Agrónomo (Universidad de la
República Oriental del Uruguay)

Dr. en Ciencias Agropecuarias (UBA)

JURADO DE TESIS

Director de tesis
Agustín A. Grimoldi
Ing. Agrónomo (UBA)
M. Sc. (UBA)
Dr. (Technische Universität München,
Freising-Weihenstephan, Alemania)

JURADO
Héctor Daniel Bertero
Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

JURADO
Silvia G. Assuero
Ing. Agrónoma (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Phd en Ciencias de las Plantas (Massey University)

JURADO
Gabriela Posse Beaulieu
Lic. en Ciencias Biológicas (UBA)
Dra. orientación en Ecología (UBA)

Fecha de defensa de la tesis: 15 de Junio de 2015

A mi familia,

A mis amigos todos,

A mis compañeros de ruta,

Al Verde.

Agradecimientos

Agradezco a mi familia, papá, mamá y Mag por apoyarme incondicionalmente en todos los caminos que elijo y acompañarme, sobre todo, en mi silencio.

A mi comité consejero, Agustín Grimoldi, Martín Oesterheld y Gervasio Piñeiro por su predisposición continua, por su dirección y guía, por haber aceptado guiarme en esta tesis. En especial a Agus, mi DT, que supo guiarme, focalizarme y soportarme cosa que a veces no resulta nada fácil. Agustín, gracias por las charlas, las discusiones, la paciencia y por sobre todo, la confianza. Gracias por intentar hacérmela creer, gracias por ayudarme a que me sienta un poco más segura de mí.

Al IFEVA, la cátedra de forrajes, FONCyT y CONICET, que me brindaron el espacio y financiamiento.

Al LART en su totalidad, a los que son parte ahora y a los que fueron en algún momento. En especial a José, Martín, Gerva, Oggi y Lola, por abrirme las puertas y darme el espacio para que conozca, aprenda y transite este camino académico. A mis compañeros y amigos de oficina, la de antes y la de ahora: Mariela Swarcberg-Brachita, Marina Gonzalez Polo, Analía Gimenez, Ernesto Vega Peña, Pablo García Parisi; Male, Carla, Pili, Pauli y Gon.

A Juan Carlos Burgui por permitirme hacer los experimentos en el campo Haras El Bagual, pero también por abrirme las puertas de su casa y hacerme sentir como en la mía. A Héctor y Jorge por su ayuda permanente en el campo.

A Robert, Wally y Carlitos, por su ayuda, ya sea en el campo o en el galpón sucio y por sobre todo por los mates y hacerme reír mucho. Sin ellos nada de esto hubiera sido posible. A los compañeros de campaña, que fueron muchos.

Gracias, a todos los que me acompañaron y ayudaron durante este trayecto: Ade, Mile, Gri, JuanMa, Luigi, Marin, Marin O, Lu, Lutzi, Fer, Belén, Esteban, Marcos, Hernán, Martín, Pablito, Jose, Romi, Marta, Gonza, Andre, Pedro y los que seguro me estoy olvidando.

A todos mis amigos, los de Villa, las de Guale, las de Suárez, de la facu, de Ifeva, de hockey. Al Verde y a la Barra Lenta. Gracias y más gracias.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|--|-----|
| ÍNDICE GENERAL | vi |
| ÍNDICE DE FIGURAS..... | ix |
| RESUMEN..... | xiv |
| ABSTRACT | xv |
| CAPITULO I..... | 1 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| CAPITULO II | 6 |
| 2.1 INTRODUCCIÓN | 7 |
| 2.1.1 Modelos que relacionan la herbivoría con la disponibilidad de recursos | 7 |
| 2.1.2 Compensación en términos de producción de biomasa | 8 |
| 2.1.3 Tasa de crecimiento relativo y sus componentes | 9 |
| 2.1.4 Defoliación y disponibilidad de recursos: efectos sobre la TCR y sus componentes..... | 9 |
| 2.1.5 Objetivos e hipótesis | 11 |
| 2.2 MATERIALES Y METODOS | 13 |
| 2.2.1 Material vegetal..... | 13 |
| 2.2.2 Diseño experimental | 13 |
| 2.2.3 Aplicación de tratamientos..... | 14 |
| 2.2.4 Variables de respuesta..... | 15 |
| 2.2.5 Corroboración de tratamientos | 16 |
| 2.2.6 Análisis estadístico..... | 17 |
| 2.3 RESULTADOS..... | 18 |
| 2.3.1 Compensación en términos de producción de biomasa | 18 |
| 2.3.2 Respuestas morfológicas: área foliar relativa, proporción de láminas y área foliar específica | 19 |
| 2.3.3 Respuestas fisiológicas: tasa de asimilación neta y tasa de fotosíntesis | 23 |
| 2.4 DISCUSIÓN | 25 |
| 2.4.1 Tolerancia a la herbivoría de <i>Paspalum dilatatum</i> según la disponibilidad de agua y nutrientes | 25 |
| 2.4.2 Compensación en términos de producción de biomasa total, aérea y subterránea | 27 |
| 2.4.3 Componentes morfológicos y fisiológicos que explican la recuperación post-defoliación..... | 28 |
| CAPITULO III..... | 31 |
| 3.1 INTRODUCCIÓN | 32 |

| | |
|---|----|
| 3.1.1 Objetivos e hipótesis | 33 |
| 3.2 MATERIALES Y METODOS | 34 |
| 3.2.1 Sitio de estudio..... | 34 |
| 3.2.2 Diseño experimental..... | 35 |
| 3.2.3 Aplicación de tratamientos..... | 36 |
| 3.2.4 Cálculo de la producción primaria neta aérea (PPNA) | 37 |
| 3.2.5 Estimación de fRFAA | 38 |
| 3.2.6 Estimación de la EURa | 38 |
| 3.2.7 Análisis estadísticos | 38 |
| 3.3 RESULTADOS | 39 |
| 3.3.1 PPNA, fRFAA y EURa promedio | 39 |
| 3.3.2 Dinámica post-defoliación de la fRFAA y la EURa..... | 41 |
| 3.4 DISCUSIÓN | 45 |
| 3.4.1 Disponibilidad de recursos y defoliación: efecto sobre la PPNA verde, fRFAA y EUR aérea promedio | 45 |
| 3.4.2 Disponibilidad de recursos y dinámica post-defoliación: efectos sobre la fRFAA y la EUR aérea | 46 |
| CAPITULO IV..... | 49 |
| 4.1 INTRODUCCIÓN | 50 |
| 4.1.1 Objetivo e hipótesis..... | 52 |
| 4.2 MATERIALES Y MÉTODOS | 52 |
| 4.2.1 Abordaje a partir de plantas individuales de <i>Paspalum dilatatum</i> | 53 |
| 4.2.2 Abordaje a partir de canopeos de pastizal..... | 54 |
| 4.2.3 Análisis estadístico..... | 54 |
| 4.3 RESULTADOS..... | 54 |
| 4.3.1 Relación entre IRF y EURf a escala de planta individual..... | 54 |
| 4.3.2 Relación entre IRF y EURa a escala de canopeo de pastizal..... | 57 |
| 4.4 DISCUSION | 60 |
| 4.4.1 El IRF como estimador de la EURf a escala de planta | 61 |
| 4.4.2 El IRF como estimador de la EURa a escala de canopeo de pastizal | 61 |
| 4.4.3 Variación temporal del IRF y su relación con la disponibilidad de recursos..... | 63 |
| CAPÍTULO V | 64 |
| DISCUSIÓN GENERAL..... | 64 |
| 5.1.1 La tolerancia a la herbivoría según el modelo del “Recurso Limitante” | 65 |
| 5.1.2 ¿Cuál es la importancia relativa de los componentes morfológicos y fisiológicos? | 66 |
| 5.1.3 Patrones temporales del AFR y la fRFAA durante el período de rebrote..... | 69 |
| 5.1.4 El IRF y su capacidad de predicción de la EUR | 70 |

| | |
|------------------------------------|----|
| 5.1.5 Conclusiones generales | 71 |
| BIBLIOGRAFÍA | 72 |

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1: Modelo del patrón temporal de respuesta de las siguientes variables a un evento de defoliación: AFR, área foliar relativa; AFE, área foliar específica; flam, fracción de láminas; macollaje, fotosíntesis y TCR, tasa de crecimiento relativa. La defoliación ocurre en el tiempo cero. La línea horizontal corresponde a una planta no defoliada (adaptado de Oosterheld y McNaughton, 1988).....12

Figura 2.2: Disposición de las macetas y distintas situaciones de disponibilidad de recursos en el invernáculo.....14

Figura 2.3: Esquema de *P. dilatatum*, sus órganos y las variables calculadas a partir de ellos. BT: Biomasa total, BA: biomasa aérea, BS: Biomasa subterránea, AFR: aérea foliar relativa, flam: fracción de láminas, AFE: área foliar específica, Lámina/vaina: relación entre biomasa de láminas y vainas y BA/BS: relación entre biomasa aérea y subterránea.....16

Figura 2.4: Biomasa final de plantas defoliadas (D) y no defoliadas (ND) para cada situación de disponibilidad de recursos: A) Riego y fertilización, B) Riego, C) Inundación y D) Sequía. Las barras gris oscuro representan la biomasa subterránea (BS), las barras gris claro representan la biomasa aérea verde final más la biomasa producida y senescida durante el período de recuperación (BA) y las barras blancas representan la biomasa removida por la defoliación (BD) al inicio del experimento. Letras distintas indican diferencias significativas $p < 0,05$ entre niveles de defoliación.....18

Figura 2.5: Logaritmo natural de la biomasa aérea (BA) y subterránea (BS) de plantas defoliadas (D, círculos vacíos y líneas punteadas) y no defoliadas (ND, círculos y líneas llenas) en función del tiempo de recuperación para cada una de las situaciones de disponibilidad de recursos: Riego y fertilización (A, E); Riego (B, F); Inundación (C, G) y Sequía (D, H). La pendiente de la regresión lineal representa la TCR tanto aérea (A, B, C, D) como subterránea (E, F, G, H). Valores $p < 0,05$ determinan diferencias significativas de las pendientes entre niveles de defoliación.....19

Figura 2.6: Dinámica temporal de las respuestas morfológicas a la defoliación: área foliar relativa (AFR), fracción de láminas (flam) y área foliar específica (AFE) de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las situaciones de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para valores $p < 0,05$ mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f) cuando la interacción fue significativa (dx f).....21

Figura 2.7: Relación biomasa de láminas: biomasa de vainas y BA/BS de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las

situaciones de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f) cuando la interacción fue significativa (dx f).....22

Figura 2.8: Número de macollos vegetativos (barras grises) y reproductivos (barras blancas) de plantas defoliadas (D) y no defoliadas (ND) al final del tiempo de recuperación post-defoliación, para cada una de las situaciones de disponibilidad de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Letras distintas determinan diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ entre niveles de defoliación para la variable macollos totales para cada situación de recursos.....23

Figura 2.9: Dinámica temporal de las respuestas fisiológicas a la defoliación: tasa de asimilación neta (TAN), tasa fotosintética (A) de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las disponibilidades de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f), realizado mediante contrastes de la interacción (dx f) para cada situación de disponibilidad de recursos....24

Figura 2.10: Tolerancia a la defoliación de plantas de *Paspalum dilatatum* según la disponibilidad de recursos del ambiente, A) Nutrientes (RyF: regado y fertilizado con N y P; R: regado, sin agregado de nutrientes) y B) Hídricos (R: regado, I: inundado, S: sequía) para los siguientes niveles de defoliación: ND: no defoliado y D: defoliación del 50% de la biomasa aérea. La biomasa total considera la biomasa aérea (verde final más la biomasa producida y senescida durante el período) y la biomasa subterránea al final del período de recuperación.....26

Figura 3.1: Mapa de distribución de parcelas de otoño en la clausura. Bloques (líneas punteadas amarillas, 1-5) y parcelas (1-15) según tratamiento de disponibilidad de recursos: riego y fertilización (RyF, línea llena verde), riego (R, línea llena azul) y sequía (S, línea llena roja).....35

Figura 3.2: Parcela experimental. Se observa la línea de riego (tres aspersores), que divide la subparcela defoliada (derecha) de la no defoliada (izquierda). Más atrás se observan el resto de las parcelas y los techos utilizados para interceptar el agua en los tratamientos de sequía (que están al lado de su correspondiente parcela).....36

Figura 3.3: Esquema de una parcela. Cada parcela pertenece a un tratamiento de disponibilidad de recursos y está subdividida en dos grandes subparcelas determinadas por el nivel de defoliación (ND: no defoliado, D: defoliado). A su vez, en cada subparcela los círculos representan las cosechas en el tiempo (sub-subparcelas) distribuidas al azar desde el inicio del experimento.....36

Figura 3.4: Biomasa verde (gMS.m^{-2}) del pastizal en función del tiempo de recuperación (días) para los tratamientos de riego y fertilización (A,D), riego (B,E) y sequía (C,F); tanto para canopeos no defoliados (ND, círculos llenos) y defoliados (D, círculos vacíos); correspondientes al período de rebrote de otoño (A,B,C) y primavera-

verano (D,E,F). La defoliación se realizó en el tiempo cero, a 7 cm de altura. Las líneas representan una regresión bilineal para otoño, con 28 días como punto de quiebre (A, B, C) y una regresión lineal para primavera-verano (D, E, F). La pendiente de las regresiones representa la PPNA ($\text{gMS} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$).....40

Figura 3.5: fRFAA (A,C) y EURa ($\text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$) (B,D) promedio de otoño (A,B) y de primavera-verano (C,D) para canopeos no defoliados (columnas llenas) y defoliados (columnas rayadas) bajo condiciones de riego y fertilización (columnas negras y rayadas en negro), riego (columnas grises y rayadas en gris oscuro) y sequía (columnas blancas y rayadas en gris claro). Las barras de error muestran el error estándar. Letras distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). En caso de interacción (rxd) no significativa, letras mayúsculas indican diferencias significativas entre niveles de disponibilidad de recursos (r) y letras minúsculas entre niveles de defoliación (d).....41

Figura 3.6: Dinámica post-defoliación de la fRFAA de pastizal durante 57 días de otoño y 48 días de primavera-verano, para canopeos bajo situaciones de riego y fertilización (A y D), riego (B y E) y sequía (C y F); no defoliados (ND, líneas llenas) y defoliados (D, líneas punteadas). Las barras de error muestran el error estándar. Se muestran los valores p de las diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación post-defoliación (f) cuando la interacción fue significativa (dx f) o el valor p de cada factor por separado.....43

Figura 3.7: Dinámica post-defoliación de la EURa ($\text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$) de pastizal durante 57 días de otoño y 48 días de primavera-verano, para canopeos bajo situaciones de riego y fertilización (A y D), riego (B y E) y sequía (C y F); no defoliados (ND, líneas llenas) y defoliados (D, líneas punteadas). Las barras de error muestran el error estándar. Se muestran los valores p de las diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación post-defoliación (f) cuando la interacción fue significativa (dx f) o el valor p de cada factor por separado.....44

Figura 4.1: Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio del período de recuperación post-defoliación de plantas regadas y fertilizadas (RyF, negro), regadas (R, gris oscuro), inundadas (I, gris claro) y bajo sequía (S, blanco); y para plantas no defoliadas (ND, lleno) y defoliadas (D, rayas). Letras mayúsculas distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de disponibilidad de recursos (r) No se observaron diferencias significativas debido a la interacción (rxd) ni a la defoliación (d).....55

Figura 4.2: (A) Tasa de fotosíntesis neta (A, $\text{umol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) y (B) eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf, $\text{umol CO}_2 \cdot \text{umol}^{-1} \cdot \text{incidente}$) en función del índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio por fecha de plantas regadas y fertilizadas (RyF, círculo lleno), regadas (R, cuadrado vacío), inundadas (I, triángulo vacío) y bajo sequía (S, rombo lleno). Se consideraron tanto las plantas no defoliadas como defoliadas para todas las situaciones de disponibilidad de recursos y fechas. La radiación incidente fue de 1200-1550 $\text{umol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 56

Figura 4.3: Dinámica post-defoliación del índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) de plantas regadas y fertilizadas (RyF, círculo), regadas (R, cuadrado), inundadas (I, triángulo invertido) y bajo sequía (S, rombo); y para plantas no defoliadas (ND, línea llena) y defoliadas (D, línea punteada).....56

Figura 4.4: Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio del período de recuperación post-defoliación de otoño (A) y primavera-verano (B) para canopeos regados y fertilizados (RyF, negro), regados (R, gris oscuro) y bajo sequía (S, gris claro); tanto para canopeos no defoliados (ND, lleno) como defoliados (D, rayas). Letras mayúsculas distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de disponibilidad de recursos (r), mientras que letras minúsculas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de defoliación (d). No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) debidas a la interacción (rxd).....57

Figura 4.5: Relación entre la EURa (g MS.MJ^{-1}) y el IRF para canopeos regados y fertilizados, sólo regados y bajo sequía; ya sea no defoliados como defoliados y ambas estaciones de crecimiento (otoño y primavera-verano) según el tiempo post-defoliación. A) Para un período de entre 14 y 15 días, B) Para un período de entre 21 y 25 días; C) Para un período de entre 28 y 35 días y D) Para un período de entre 42, 48 y 57 días post-defoliación.....58

Figura 4.6: Relación entre la EURa promedio (g MS.MJ^{-1}) y el IRF para canopeos regados y fertilizados (RyF, círculo lleno), sólo regados (R, cuadrado vacío) y bajo sequía (S, triángulo lleno); tanto para canopeos no defoliados como defoliados y ambas estaciones de crecimiento (otoño y primavera-verano) para el períodos entre 28 y 35 días post-defoliación.....59

Figura 4.7: Dinámica post-defoliación del Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) de canopeos regados y fertilizados (RyF, círculo), regados (R, cuadrados) y bajo sequía (S, triángulos invertidos); tanto para canopeos no defoliados (ND, símbolos y línea llena) como defoliados (D, símbolos vacíos y línea punteada) para otoño (A, B, C) y primavera-verano (D, E, F). Cuando hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) se muestran los valores “p” de las interacción defoliación (d) y tiempo de recuperación post-defoliación (f), o de la defoliación sola.60

Figura 5.1: Esquema del cambio relativo de la TCR de plantas de *Paspalum dilatatum* según la disponibilidad de recursos (fertilización y riego, inundación y sequía) en relación al testigo (riego) y contribución relativa de los componentes morfológico y fisiológico que explican dicha variación de la TCR. La contribución relativa de los componentes se expresa mediante los coeficiente de respuesta de crecimiento del área foliar relativa (CRC_{AFR}) y de la tasa de asimilación neta (CRC_{TAN}). La sumatoria de los CRC debe dar el valor de uno o cercano a uno.....67

Figura 5.2: Esquema del cambio relativo de la PPNA promedio ($\text{g MS.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) de un canopeo de pastizal en (A) otoño y (B) primavera-verano debido a la variación en la disponibilidad de recursos (fertilización y riego, y sequía) en relación al testigo (riego); y contribución relativa cualitativa de los componentes morfológico (fRFAA) y fisiológico (EURa) que explican el cambio de la PPNA.....68

Figura 5.3: Diferencia entre el AFR de plantas defoliadas y no defoliadas y diferencia entre la fRFAA de canopeos de pastizal defoliados y no defoliados de otoño y primavera-verano durante el período de recuperación post-defoliación evaluado. La línea punteada representa el cero, donde se igualan los valores de AFR y fRFAA defoliados y no defoliados para cada situación de disponibilidad de recursos.....**70**

Crecimiento post-defoliación y eficiencia de uso de la radiación de especies forrajeras sometidas a estrés

RESUMEN

El crecimiento post-defoliación se explica por cambios morfológicos y/o fisiológicos que permiten a las plantas recuperar el balance de carbono y en consecuencia la biomasa. Comprender la dinámica temporal de los mecanismos que explican las respuestas de crecimiento post-defoliación tanto a escala de planta individual como de canopeo, es fundamental a la hora de planificar un uso eficiente de los recursos forrajeros. En esta tesis se evaluó el efecto de la interacción de la defoliación y la disponibilidad de recursos sobre la dinámica de los componentes morfológico y fisiológico que explican la recuperación post-defoliación para dos escalas: planta individual y canopeo de pastizal. Asimismo, se evaluó la capacidad del índice de reflectancia fotoquímica (IRF) como estimador de la eficiencia de uso de la radiación (EUR) en ambas escalas. Los resultados mostraron que el componente morfológico fue más importante en explicar el crecimiento en respuesta a la fertilización o inundación parcial, mientras que el fisiológico lo fue bajo sequía tanto para plantas individuales como canopeos de pastizal. Sin embargo, la interacción de dichas situaciones con la defoliación determinó un nuevo balance entre los componentes del crecimiento en ambas escalas, aumentando la importancia relativa del componente fisiológico. Por su parte, el IRF resultó un buen estimador de la EUR, independientemente de la disponibilidad de recursos y para ambas escalas de análisis. Finalmente, conocer como varía la EUR de pastizales en respuesta a cambios en la disponibilidad de recursos permitirá realizar una estimación más precisa de la productividad primaria neta aérea (PPNA); y a su vez, conocer la dinámica de los componentes morfológicos y fisiológicos durante el rebrote puede ayudar en la planificación de un manejo más ajustado de los tiempos de ocupación y descanso de pastizales, frente a cambios en la disponibilidad hídrica y/o de nutrientes.

Palabras clave: componentes morfológicos y fisiológicos, fertilización, índice de reflectancia fotoquímica, inundación, pastizal, productividad primaria neta aérea, sequía, tasa de crecimiento relativa, tiempo de recuperación.

Growth after defoliation and radiation use efficiency of forage species under stress conditions

ABSTRACT

Morphological and physiological changes allow plants to recover their carbon balance and hence their biomass after defoliation. Understanding the temporal dynamics of the mechanisms involved in the growth responses at both individual plant and canopy scale is essential for planning an efficient forage resources use. Interaction effect of defoliation and resources availability on the morphological and physiological growth component dynamics was evaluated in this thesis at two scales of analysis: individual plant and grassland canopy. Moreover, the potential use of the photochemical reflectance index (PRI) as a radiation use efficiency (RUE) estimator was evaluated at both scales. The morphological component was more important in explaining growth in response to fertilization or flooding treatments, while the physiological component was relevant under drought conditions at both scales. However, the interaction of defoliation and resources availability determined a new balance of growth components owing to the increase of the relative importance of the physiological component. Despite resources availability variation, PRI was a good estimator of RUE at both individual plant and grassland canopy scale. Finally, the understanding of the effects of changes in resources availability on RUE variation and the morphological and physiological component dynamics after defoliation allows a more precise estimation of aboveground net primary productivity (ANPP). This, in turn, allows planning a precise grazing management for grasslands taking into account the specific occupation and rest time for each water and nutrient availability situation.

Key-words: aboveground net primary productivity, drought, fertilization, flooding, grasslands, morphological and physiological components, photochemical reflectance index, relative growth rate, time of recovery.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

El estudio del efecto de la defoliación sobre el crecimiento de las plantas y sobre las variables que caracterizan la estructura y funcionamiento de los ecosistemas pastoriles y sus controles ambientales ha sido y continúa siendo de gran relevancia tanto desde un punto de vista ecológico como productivo. Desde un punto de vista ecológico, es importante porque permite comprender los mecanismos y/o procesos que explican las respuestas en crecimiento y la estructura y funcionamiento a distintas escalas espaciales (hoja, individuo, comunidad, ecosistema) y temporales (día, mes, año, siglo). Por ejemplo, a escala de hoja, el estudio del efecto de la defoliación nos ha permitido comprender cuáles son las fuentes de energía, carbono y nitrógeno y los procesos que permiten restablecer el crecimiento (Lattanzi *et al.* 2004, Lattanzi *et al.* 2005). A escala de individuo es posible conocer y entender los mecanismos morfológicos y fisiológicos que permiten el rebrote luego del pastoreo (Hilbert *et al.* 1981, Oesterheld y McNaughton 1988). A su vez, a escala de comunidad y de ecosistema, nos ha permitido conocer y comprender los efectos del pastoreo sobre características de la estructura como riqueza y composición de especies (Milchunas *et al.* 1988, Oesterheld y Semmartin 2001, Altesor *et al.* 2005), biodiversidad (Milchunas y Lauenroth 1993), heterogeneidad espacial (McNaughton 1983, Adler *et al.* 2001), estructura vertical (McNaughton 1984, Sala *et al.* 1986); y del funcionamiento como productividad primaria neta (Frank y McNaughton 1993, Oesterheld *et al.* 1999) y ciclos biogeoquímicos (Piñeiro *et al.* 2006b) que caracterizan a cada ecosistema pastoril. Finalmente, desde un punto de vista productivo, porque conocer dichos mecanismos y/o procesos y sus controles ambientales, permite planificar un uso más eficiente de los recursos forrajeros (mediante la elección de las especies, la determinación de la carga, la duración de los tiempos de ocupación y descanso durante el pastoreo).

En términos generales, la defoliación disminuye drásticamente e inmediatamente el área foliar y como consecuencia la asimilación de carbono. Frente a dicha situación, las plantas pueden presentar una respuesta en biomasa negativa (daño), neutral o positiva (aumento del crecimiento). La capacidad y/o habilidad de las plantas para restablecer el crecimiento luego de la herbivoría y/o defoliación es una de las definiciones del concepto de tolerancia a la herbivoría (Strauss y Agrawal 1999) y es la utilizada en esta tesis. En función del grado de tolerancia a la herbivoría observado, puede utilizarse como sinónimo el concepto de compensación (Strauss y Agrawal 1999). Numerosos han sido los esfuerzos para caracterizar la tolerancia a la herbivoría frente a situaciones variables de disponibilidad de recursos (lumínicos, hídricos, nutricionales). Entre los modelos que describen la tolerancia a la herbivoría se encuentran: i) el modelo de la hipótesis de compensación continua, CCH (Maschinski y Whitman 1989) que establece que a mayor disponibilidad de recursos, mayor es la tolerancia; ii) el modelo de la tasa de crecimiento, GRM (Hilbert *et al.* 1981, Oesterheld y McNaughton 1991a) que se contrapone al anterior y establece que la tolerancia a la herbivoría es menor a mayor disponibilidad de recursos; y iii) el modelo del recurso limitante, LRM (Wise y Abrahamson 2005) en el cual la tolerancia a la herbivoría depende del recurso que limita al crecimiento en ausencia de herbivoría (recurso focal) y del recurso que limite el crecimiento en presencia de herbivoría (que puede ser el mismo recurso focal, o un recurso alternativo). En esta tesis, se pretende evaluar la respuesta de tolerancia a la herbivoría bajo distintas situaciones de disponibilidad de recursos en el marco de los tres modelos propuestos.

Algunas de las respuestas que explican la tolerancia de las plantas frente a la defoliación son inmediatas (disminución instantánea de la fotosíntesis, de la actividad radical y de la concentración de carbohidratos solubles), mientras que otras son de mediano plazo y tienden a la recuperación del balance positivo de carbono, mediante

movilización y utilización de reservas, generación de área foliar, aumento de la fotosíntesis y partición preferencial a nuevos tejidos aéreos (Oosterheld y McNaughton 1988, Richards 1993). El estudio de la tasa de crecimiento relativo (TCR) y sus componentes morfológicos (área foliar relativa) y fisiológicos (tasa de asimilación neta) aparecen como una metodología adecuada para analizar el efecto de la defoliación sobre el crecimiento de la planta (Evans 1972, Hunt 1982, Hunt *et al.* 2002). La TCR se define como el incremento de biomasa total de la planta por unidad de biomasa y por unidad de tiempo (Evans 1972, Hunt 1982); y se descompone en el área foliar relativa (AFR) definida como la superficie de láminas foliares por unidad de biomasa total de la planta (Poorter 1990) y en la tasa de asimilación neta (TAN) que se define como el incremento de la biomasa por unidad de área foliar y tiempo (Poorter 1990). Sin embargo, las respuestas a nivel de planta individual no suelen ser directamente extrapolables al nivel de comunidad de pastizal, debido a las propiedades y funciones emergentes de cada una de las especies en respuesta a la interacción con otras especies y con el medio ambiente. En ese caso, nos interesa entonces conocer una medida que sea integradora del funcionamiento ecosistémico, y la productividad primaria neta aérea (PPNA) aparece como una alternativa para ello (McNaughton *et al.* 1989). Uno de los modelos más difundidos para estimar la PPNA, es el modelo ecofisiológico de Monteith (1972), en el cual la PPNA se estima como el producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente, la fracción de dicha radiación que es absorbida por el canopeo (fRFAA) y la eficiencia con que dicha radiación es convertida en biomasa (EUR). De la misma manera que para la TCR, la PPNA puede desglosarse en lo que sería un componente morfológico (fRFAA) y otro fisiológico (EUR).

Las asociaciones entre las respuestas a la defoliación y distintos tipos de estrés (lumínico, térmico, hídrico, nutricional) han sido estudiadas, tanto a escala de planta individual (Chapin y Slack 1979, Chapin y McNaughton 1989, Georgiadis *et al.* 1989, Oosterheld y McNaughton 1991b, Hamilton III *et al.* 1998, Ferraro y Oosterheld 2002, Striker *et al.* 2008, Suwa y Maherali 2008, Zhao *et al.* 2008); como de canopeo (Georgiadis *et al.* 1989, Oosterheld *et al.* 1999). En general, en situaciones de baja oferta de recursos aéreos (por ejemplo luz) las plantas incrementan la asignación de biomasa a estructuras aéreas (tallos y hojas); mientras que en situaciones de baja oferta de recursos subterráneos (agua y nutrientes) incrementan la asignación a raíces (Poorter y Nagel 2000). En consecuencia un evento de defoliación, es decir un estrés de carbono (recurso aéreo), en situaciones de un estrés de recursos subterráneos generaría un compromiso en la asignación de biomasa entre estructuras aéreas y subterráneas. Es decir que las respuestas fisiológicas y de asignación de recursos frente a un estrés ambiental (exceso o déficit hídrico, déficit de nutrientes, etc.) pueden afectar positiva o negativamente la respuesta al pastoreo, y, simultáneamente, el pastoreo puede aliviar o agravar los efectos de distintos tipos de estrés (Georgiadis *et al.* 1989, Oosterheld y McNaughton 1991a).

En general, en plantas individuales, tanto la TAN como el AFR varían entre especies y aumentan con la disponibilidad de luz y de nitrógeno (Konings 1990, Lambers *et al.* 1990, McDonalds 1990, Poorter y Remkes 1990, Poorter *et al.* 1990, Hunt y Cornelissen 1997). De la misma manera, la fRFAA varía según la temperatura (Lambert *et al.* 1999), aumenta en respuesta a una mayor disponibilidad de nutrientes (Gastal y Bélanger 1993, Bélanger *et al.* 1994) y disminuye en respuesta a un déficit hídrico (Akmal y Janssens, 2004); mientras que la EUR varía según el tipo de vegetación (Gower *et al.* 1999, Turner *et al.* 2003, Piñeiro *et al.* 2006a), temperatura (Piñeiro *et al.* 2006a), disponibilidad hídrica (Turner *et al.* 2003, Piñeiro *et al.* 2006a) y de nutrientes (Piñeiro *et al.* 2006a). Por un lado, los estudios realizados hasta el

momento se han focalizado en explicar el efecto de la defoliación sobre los componentes del crecimiento y/o sobre la biomasa alcanzada al final del período de recuperación (ya sea a escala de planta como de canopeo) bajo situaciones con distinta disponibilidad de recursos; pero dichos estudios no evaluaron los componentes del crecimiento durante el tiempo de recuperación. Por otro lado, los estudios que evaluaron los componentes del crecimiento durante la recuperación post-defoliación, no tuvieron en cuenta situaciones con distinta disponibilidad de recursos durante dicho período. Pero ningún estudio evaluó en conjunto la magnitud y dinámica temporal de las respuestas morfológicas y fisiológicas que explican la recuperación de las plantas forrajeras frente a un evento de defoliación y bajo situaciones con distinta disponibilidad de recursos, tanto a escala de planta individual, como de canopeo de pastizal. Es decir que hasta el momento no hay estudios que evidencien cuál es la contribución relativa del AFR y la TAN a la TCR; ni de la fRFAA y la EUR a la PPNA a lo largo del tiempo cuando la defoliación se aplica en diferentes niveles de disponibilidad hídrica y/o nutricional.

La identificación de firmas o índices espectrales que puedan asociarse a la reflectancia del canopeo bajo distintas condiciones hídricas o de nutrientes es de gran utilidad para indicar la ocurrencia de algún tipo de estrés. El uso de índices espectrales para la descripción de aspectos estructurales y funcionales de la vegetación es ampliamente reconocido. Uno de los índices espectrales más estudiados y utilizados es el índice verde normalizado (IVN), basado en las propiedades espectrales de la vegetación verde (Sellers 1985, Huete *et al.* 2002). El IVN se calcula como la diferencia entre la reflectancia de la longitud de onda del rojo y del infrarrojo cercano, normalizada por la suma de ambas reflectancias (Tucker y Sellers 1986) y es utilizado como estimador de la fRFAA (Baret y Guyot 1991, Sellers *et al.* 1992, Gamon *et al.* 1995, Asner 1998, Gower *et al.* 1999). Por su parte, el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) está basado en la relación entre la reflectancia en la longitud de onda de 531 nm y de 570 nm (esta última como longitud de onda de referencia) y ha sido propuesto como un indicador de la EUR debido a su relación con el ciclo de las xantofilas (Gamon *et al.* 1992, Gamon *et al.* 1997) y con el contenido de otros pigmentos carotenoides y clorofila (Nichol *et al.* 2000). El IRF ha sido estudiado en distintas especies, grupos funcionales y niveles de nutrientes (Gamon *et al.* 1997) y ha sido utilizado con éxito para detectar cambios de la EUR a escala foliar (Peñuelas *et al.* 1995, Gamon *et al.* 1997, Peñuelas *et al.* 1997b), a escala de canopeo (Nichol *et al.* 2006) y de ecosistema (Nichol *et al.* 2000). Sin embargo, a escala de canopeo, el IRF parece ser sensible a cambios en el índice de área foliar, a la distribución del ángulo de inserción foliar y al suelo (para índices de área foliar bajos) (Barton y North 2001). Entonces, profundizar el estudio de la utilidad del IRF como indicador de la EUR, tanto a escala de planta individual como de canopeo, y bajo situaciones de distinta disponibilidad de recursos permitiría determinar la factibilidad de uso de dicho índice como estimador de la EUR y en conjunto con el IVN ser utilizados para la estimación de la PPNA a partir de sensores remotos bajo escenarios variables de disponibilidad de recursos.

El objetivo general de esta tesis fue estudiar la recuperación post-defoliación bajo situaciones de distinto tipo y disponibilidad de recursos, haciendo especial hincapié en la descripción de la dinámica temporal y la contribución relativa de las variables morfológicas y fisiológicas que explican dicha recuperación, siendo este uno de los aspectos más relevantes de la tesis. Además se evaluó la capacidad del IRF como estimador de la eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf) a escala de planta individual y de la EUR aérea a escala de canopeo, bajo distinta disponibilidad de agua y

nutrientes. Para llevar a cabo dicho objetivo general, la tesis se subdividió en tres secciones experimentales definidas en las que se abordaron objetivos específicos vinculados a distintas escalas de análisis, ya sea de niveles de organización (planta individual, canopeo de pastizal) y/o de tiempo (semanal, estacional). Entonces, en el primer capítulo de resultados (CAPITULO II) se analiza la dinámica temporal de los componentes morfológicos (AFR) y fisiológicos (TAN) que explican la recuperación post-defoliación a escala de planta individual y para distintas situaciones de disponibilidad de recursos. En el segundo capítulo de resultados (CAPITULO III), se analiza también la dinámica temporal de los componentes morfológicos (fRFAA) y fisiológicos (EUR aérea) que determinan la recuperación post-defoliación pero a escala de canopeo de pastizal, para situaciones con distinta disponibilidad de recursos y para dos estaciones de crecimiento. Y por último, en el tercer capítulo de resultados (CAPITULO IV) se describe la relación entre el IRF y la eficiencia fotosintética de uso de la radiación a escala de planta individual y la EUR aérea a escala de canopeo de pastizal bajo distintas condiciones de disponibilidad de recursos (hídricos, nutrientes), y se evalúa la capacidad del IRF como estimador de la EUR para cada una de las situaciones consideradas. Finalmente, en el último capítulo (CAPITULO V) se discuten todos los resultados de la tesis en conjunto, comparando los resultados obtenidos en las distintas escalas de análisis abordados a la luz de los antecedentes planteados.

Esta tesis contribuirá en primer lugar a profundizar el conocimiento de los mecanismos involucrados en la recuperación de la biomasa post-defoliación de plantas individuales durante el período de rebrote; haciendo especial hincapié en la descripción de la dinámica temporal de las variables morfológicas y fisiológicas que explican dicho crecimiento. En segundo lugar, aportará información para comprender mejor la variación temporal (estacional y semanal) de la PPNA, fRFAA y EUR aérea de un pastizal en pastoreo y su interacción con la disponibilidad de recursos. Y por último, brindará mayor información sobre el uso del IRF como estimador de la EUR aérea, ya sea a nivel de planta individual (en este caso eficiencia fotosintética de uso de la radiación) como de canopeo. Los resultados obtenidos permitirán entender mejor los efectos del ambiente sobre la señal espectral del IRF y su potencial uso como estimador de la EUR aérea a distintas escalas.

CAPITULO II

**DINÁMICA TEMPORAL DE LOS COMPONENTES MORFOLÓGICOS Y
FISIOLÓGICOS QUE EXPLICAN LA COMPENSACIÓN POST-
DEFOLIACIÓN DE PASPALUM DILATATUM SEGÚN LA DISPONIBILIDAD
DE RECURSOS**

2.1 INTRODUCCIÓN

2.1.1 Modelos que relacionan la herbivoría con la disponibilidad de recursos

La tolerancia de las plantas a la herbivoría estimada a través de su respuesta en *fitness* (ej.: producción de semillas, crecimiento en biomasa), puede variar según la disponibilidad de recursos en el ambiente. En este sentido, existen algunos modelos que describen la respuesta de las plantas a la herbivoría según la disponibilidad de recursos. En primer lugar, el modelo de la “Hipótesis de compensación continua” (CCH, según sus siglas en inglés) propone que a mayor disponibilidad de recursos, mayor es la capacidad de compensación de las plantas frente a la herbivoría (Maschinski y Whitman 1989). Dicha respuesta se explica por las altas tasas de crecimiento que pueden presentar las plantas en situaciones donde la disponibilidad de recursos no es limitante para el crecimiento. En segundo lugar, y en contraposición al anterior, el modelo de la tasa de crecimiento (GRM según sus siglas en inglés) propone que la capacidad de compensación es mayor en plantas en condiciones de estrés (Hilbert *et al.* 1981, Oosterheld y McNaughton 1991a). Las restricciones en la disponibilidad de recursos determinan una baja tasa de crecimiento y, por lo tanto, el aumento absoluto de la tasa de crecimiento necesario para que plantas que sufrieron herbivoría alcancen la biomasa de plantas que crecieron en ausencia de herbivoría es relativamente menor. Por último, Wise y Abrahamson (2005) proponen el “modelo de recurso limitante” (LRM por sus siglas en inglés) en el cual el grado de tolerancia a la herbivoría depende de si el recurso focal (recurso focal u objetivo) limita el *fitness* en ausencia de herbivoría, y del efecto de la herbivoría sobre la disponibilidad y/o adquisición del recurso focal, o sobre la disponibilidad y/o adquisición de un recurso alternativo. Wise y Abrahamson (2005) plantearon el modelo de tolerancia como una clave dicotómica de preguntas. La primer pregunta permite responder si el recurso focal (recurso objetivo que se modifica) limita el *fitness* en ausencia de herbivoría. Aquí la clave se divide en dos. La siguiente pregunta (para ambos caminos) permite responder si la herbivoría afecta la disponibilidad y/o adquisición del recurso focal o un recurso alternativo. Nuevamente la clave se divide en dos, y las preguntas siguientes permiten responder si hay un efecto sobre la disponibilidad y/o adquisición del recurso alternativo (por efecto de la herbivoría o del recurso focal). Las respuestas de tolerancia posibles son: menor, igual y/o mayor tolerancia. Entonces, la tolerancia a la herbivoría y compensación en términos de producción de biomasa dependen de la interacción entre el efecto del herbívoro y la disponibilidad de recursos del ambiente, pero actualmente se utilizan tres modelos alternativos (CCH, GRM, LRM) para evaluar dicha interacción.

Wise y Abrahamson (2007) en una revisión bibliográfica, compararon estos tres modelos bajo situaciones de distinta disponibilidad de recursos, identificando detalladamente los recursos considerados. Para ser incluido en el estudio, cada caso debía reunir por lo menos dos condiciones: la primer condición fue presentar diseños factoriales completos con al menos dos niveles de daño y dos niveles de disponibilidad de recursos. La segunda fue que los niveles de daño debían ser consistentes a través de los tratamientos de recursos. En dicho trabajo mostraron que de 48 casos analizados, el 95% de los casos podía ser explicado por el modelo LRM, mientras que los modelos CCH y GRM explicaban el 31% y 48% de los casos respectivamente (Wise y Abrahamson 2007). Asimismo, dicho estudio mostró la importancia de la identidad del recurso a la hora de explicar la tolerancia a la herbivoría. Por ejemplo, cuando el recurso limitante fue la luz, la tolerancia a la herbivoría fue mayor a mayor disponibilidad de luz ya que la herbivoría al reducir el área foliar impacta sobre la adquisición del recurso

focal (luz) y exagera su limitación en situaciones de baja disponibilidad del recurso. En cambio, cuando el recurso limitante (recurso focal u objetivo) fue el agua (estrés hídrico) o los nutrientes, la mayor tolerancia a la herbivoría se manifestó en los ambientes más restrictivos (Wise y Abrahamson 2007). Esto se explica porque en situaciones donde limitan los nutrientes o la disponibilidad hídrica, las plantas crecen a una tasa más baja y presentan un menor *fitness* en ausencia de herbivoría. Cuando dichas plantas son sometidas a herbivoría, el crecimiento no solo está limitado por la disponibilidad hídrica y/o de nutrientes, sino también se suma un estrés por luz y/o carbono (recurso alternativo) debido a la pérdida de área foliar. El aumento de la tasa de crecimiento post-herbivoría que deben presentar las plantas en situaciones sin restricciones de nutrientes o hídricas para alcanzar el *fitness* que presentaron las plantas en ausencia de herbivoría es mayor que el aumento que deben presentar las plantas creciendo bajo restricciones de nutrientes o hídricas. Es por ello que las plantas bajo restricciones de nutrientes o hídricas presentaron una mayor tolerancia a la herbivoría.

En este capítulo se puso a prueba la tolerancia a la herbivoría para una misma especie bajo distintas situaciones de disponibilidad de recursos, ya sea de disponibilidad hídrica y de nutrientes en el marco de los tres modelos. Además, se incorporó a la inundación como una nueva situación de disponibilidad de recursos (no considerada en la evaluación de los modelos anteriores), se describió la tolerancia a la herbivoría frente a la misma y se enmarcó dicha respuesta dentro de los modelos planteados.

2.1.2 Compensación en términos de producción de biomasa

Una de las aproximaciones más difundidas para caracterizar las respuestas de plantas individuales a la defoliación es analizar el crecimiento de las plantas a partir de la tasa de crecimiento relativa (TCR). La TCR es el incremento de biomasa total de la planta por unidad de biomasa y por unidad de tiempo (Evans 1972, Hunt 1982). El grado de compensación en producción de biomasa de una planta defoliada con respecto a una planta no defoliada depende de la biomasa inicial (relacionada con la proporción de biomasa removida) y de la magnitud de aumento de la TCR de las plantas defoliadas con respecto a las no defoliadas. Cuando la TCR de una planta defoliada es menor o igual a la TCR de una planta no defoliada puede haber daño (menor TCR y menor biomasa final) o compensación cero (igual TCR y menor biomasa final). En cambio, cuando la TCR de una planta defoliada es mayor, la respuesta puede ser compensación parcial (mayor TCR, pero menor biomasa final), total (mayor TCR, pero igual biomasa final) o sobrecompensación (mayor TCR y mayor biomasa final) incluyendo en todos los casos a la biomasa removida en las plantas defoliadas como parte de la biomasa final (Oosterheld y McNaughton 1991a).

Existen evidencias de compensación total en el crecimiento aéreo luego de una defoliación, debido a un aumento de la TCR (Hilbert *et al.* 1981, Oosterheld y McNaughton 1988, Oosterheld 1992), que puede ser explicado, por un lado, por una mayor asignación/partición a la producción de hojas y un mayor área foliar específica y, por otro lado, por un mayor número de macollos pero de menor tamaño (Oosterheld y McNaughton 1988). Asimismo, el aumento de la TCR que compensa la pérdida de biomasa aérea puede ser a expensas de una reducción de la TCR de las raíces (Oosterheld 1992), y permitir el restablecimiento de las relaciones alométricas (área foliar relativa, fracción de láminas y la relación tallo:raíz) que presenta una planta no defoliada creciendo en la mismas condiciones, al final del período de recuperación. En una revisión bibliográfica, Ferraro y Oosterheld (2002) documentaron la predominancia

de un efecto negativo de la defoliación sobre el crecimiento de los pastos, pero su impacto negativo disminuyó significativamente al aumentar el tiempo de recuperación de las plantas defoliadas (Hilbert *et al.* 1981, Oosterheld y McNaughton 1988, Oosterheld y McNaughton 1991a, Ferraro y Oosterheld 2002). Es decir que el tiempo de recuperación es de gran importancia al definir la respuesta compensatoria a la defoliación, ya que en general, la TCR puede ser menor inmediatamente luego de la defoliación y recuperarse en menor o mayor grado durante la etapa de rebrote.

2.1.3 Tasa de crecimiento relativo y sus componentes

La TCR se puede descomponer en: i) un componente morfológico, el área foliar relativa (AFR) y ii) un componente fisiológico, la tasa de asimilación neta (TAN) (Evans 1972, Hunt 1982). El AFR es la superficie de láminas foliares por unidad de biomasa total de la planta, y se puede descomponer a su vez en el área foliar específica (AFE, área foliar por unidad de biomasa de láminas) y la fracción de biomasa de láminas en relación a la biomasa total (flam) (Poorter 1990). La TAN es el incremento de la biomasa por unidad de área foliar y tiempo, y está principalmente determinada por el balance de ganancia de carbono de la planta debido a fotosíntesis y respiración tanto de la biomasa aérea como subterránea (Poorter 1990).

Las variaciones de la TCR se pueden explicar entonces por las variaciones de sus componentes. La variación interespecífica de la TCR está explicada principalmente por diferencias del AFR entre especies más que por diferencias de la TAN (Poorter 1990, Poorter y Remkes 1990, Hunt y Cornelissen 1997). Aumentos de la TAN pueden estar asociados negativamente con el AFR, en particular con el área foliar específica (Poorter y Remkes 1990) y la proporción de láminas (Konings 1990). Esta asociación negativa puede ocurrir cuando el aumento de la TAN es debido a un aumento de la tasa de fotosíntesis a expensas de una reducción del AFE (hojas más densas y/o gruesas por una inversión extra en el aparato fotosintético) (Poorter y Remkes 1990). Asimismo, la asociación negativa entre TAN y AFR también puede ocurrir cuando el mantenimiento de mayores tasas fotosintéticas y transpiratorias requiere una mayor inversión en raíces que permitan mantener las tasas de absorción de agua y de nutrientes, lo que determina una reducción de la flam (Konings 1990). Por lo tanto, aumentos de la TAN pueden implicar reducciones de la TCR y viceversa (Konings 1990, Poorter 1990, Poorter y Remkes 1990).

2.1.4 Defoliación y disponibilidad de recursos: efectos sobre la TCR y sus componentes

Como se mencionara anteriormente, la interacción defoliación-disponibilidad de recursos puede influenciar la respuesta de compensación en términos de producción de biomasa, principalmente a través de cambios del AFR y la TAN que repercuten sobre la TCR. En este capítulo se entiende como disponibilidad de recursos a la disponibilidad de agua (sequía e inundación) y de nutrientes en el suelo. En situaciones de sequía, las plantas pueden evitar la deshidratación disminuyendo la pérdida de agua y/o aumentando su absorción. Los mecanismos involucrados en minimizar la pérdida de agua son el cierre de estomas, la conductancia estomática, un menor ángulo de inserción foliar, y menor área foliar (ya sea por menor crecimiento o por abscisión de hojas). En cambio, el principal mecanismo involucrado en una mayor tasa de absorción de agua es el aumento de la partición del crecimiento hacia raíces (Chaves *et al.* 2003).

Existen evidencias que la defoliación alivia los efectos del déficit hídrico, presumiblemente como consecuencia de una menor superficie transpiratoria (reducción de la biomasa aérea) y una mayor conservación de agua del suelo (Wraith *et al.* 1987, Georgiadis *et al.* 1989); es decir que la defoliación minimiza la pérdida de agua, lo que se traduce en compensación en biomasa debido a una estimulación del crecimiento aéreo. Sin embargo, existen algunos casos en los que la interacción entre defoliación y estrés hídrico redujo significativamente la biomasa aérea y la TCR lo que impidió alcanzar la compensación en biomasa (Zhao *et al.* 2008). La razón de ello fue, por un lado, que la defoliación no fue un factor aliviador del estrés hídrico debido a una gran reducción en el número de macollos y a que no hubo diferencias de la TAN entre plantas defoliadas y no defoliadas. El aumento de la TAN en respuesta a la defoliación en situación de sequía determinaría el incremento de la TCR necesario para la compensación en producción de biomasa.

De la misma manera, la respuesta del crecimiento a la inundación depende del nivel de tolerancia de las especies consideradas como también de la intensidad y duración del evento de inundación. Las especies tolerantes a la inundación pueden presentar respuestas fisiológicas (aumentos de las tasas fotosintética y transpiratoria diarias, mantenimiento del potencial agua de la hoja y de la conductancia estomática) y morfológicas (aumentos de la tasa de elongación foliar y de la altura y ángulo de inserción de macollos), que les permiten mantener el crecimiento en condiciones de inundación (Insausti *et al.* 2001). En este sentido, *Paspalum dilatatum* (Poir.) aparece como una especie tolerante, que frente un evento de inundación, manifiesta una asignación prioritaria de carbono hacia la biomasa aérea que le permite superar la altura del agua y mantener el área foliar por encima de la superficie del agua para continuar con su crecimiento (Striker *et al.* 2008). Sin embargo, dichos mecanismos son efectivos en casos de sumersión parcial, pero no son suficientes frente a períodos prolongados de sumersión completa durante los cuales la planta carece de los mecanismos necesarios para mantener su crecimiento y muere (Manzur 2012).

Existen evidencias de que la inundación afecta negativamente la respuesta de las plantas a la defoliación (en especies no tolerantes a la inundación) y también evidencias de que la defoliación disminuye la respuesta positiva a la inundación (en especies tolerantes). El compromiso en la asignación de carbono entre biomasa aérea y subterránea, determina una reducción del crecimiento y, como consecuencia, no ocurre compensación (Oosterheld y McNaughton 1991b). En estudios realizados con *Paspalum dilatatum* se han observado diferentes respuestas a la combinación de ambos factores. Por un lado, la combinación de defoliación e inundación no redujo el crecimiento de *Paspalum dilatatum* en mayor medida de lo que se esperaría por cada factor por separado (Loreti *et al.* 1994). Por otro lado, Striker *et al.* (2008) observaron reducciones importantes de la biomasa como consecuencia de la combinación de ambos factores. Dichas diferencias en los resultados radicarían en diferencias en las intensidades de inundación. En el trabajo de Loreti *et al.* (1994) la intensidad de inundación fue leve (1,5 cm de altura sobre la superficie de la maceta) y las plantas superaron rápidamente la altura del agua restaurando el contacto planta-atmósfera (a pesar de que la defoliación fue intensa y se removieron el 100% de las láminas). En cambio, en el trabajo de Striker *et al.* (2008) la intensidad de inundación fue severa (6 cm de altura sobre la superficie de la maceta) por lo que las plantas no salieron del agua fácilmente. Entonces, la respuesta a la combinación de factores como defoliación e inundación variaría según la tolerancia de las especies a la inundación, la intensidad y duración del evento de inundación y, eventualmente, la intensidad y frecuencia de la defoliación. Por otro lado, aún no se conocen cuáles son los componentes de la TCR

que explican en mayor medida la recuperación post-defoliación bajo condiciones de inundación.

En relación a los nutrientes, su disponibilidad también condiciona la respuesta a la defoliación (Chapin y McNaughton 1989, Georgiadis *et al.* 1989, Ferraro y Oosterheld 2002, Zhao *et al.* 2008). Por un lado, en condiciones de déficit de nutrientes las plantas no pueden compensar frente a los eventos de defoliación debido a la dificultad de adquirir los nutrientes necesarios (Chapin y McNaughton 1989, Georgiadis *et al.* 1989). Esto determina una disminución del área foliar relativa, sin que se reduzca la tasa de asimilación neta (Fredeen *et al.* 1989, Ryser *et al.* 1997). Por otro lado, en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno la magnitud del efecto negativo de la defoliación sobre la producción de biomasa es mayor (Ferraro y Oosterheld 2002). Por su parte, Hamiton III *et al.* (1998) demostraron que frente a un evento de defoliación, las plantas pueden alcanzar compensación total y sobrecompensación de la biomasa aérea siempre y cuando la concentración de nitrógeno en los tejidos aéreos remanentes sea igual o superior a un valor crítico (2,5 %). Entonces, cuando la disponibilidad de nutrientes es muy baja, la defoliación tiene un efecto negativo sobre el crecimiento de las plantas porque es muy difícil que la planta restablezca los nutrientes removidos en el tejido defoliado debido a su escasez en el ambiente. De la misma manera, cuando la disponibilidad de nutrientes no es limitante, la defoliación tiene un efecto negativo sobre el crecimiento de las plantas defoliadas debido a que las mismas no alcanzan el mismo crecimiento que plantas no defoliadas creciendo bajo la misma disponibilidad de nutrientes. La respuesta de las plantas a la defoliación presentaría una forma de óptimo, donde la defoliación disminuiría el crecimiento en relación a las plantas no defoliadas tanto a muy baja como alta disponibilidad de nutrientes. Es decir que, tanto a baja como a alta disponibilidad de nutrientes, la defoliación tendría un efecto depresor sobre el crecimiento de las plantas defoliadas en relación a las no defoliadas. Hay evidencia de que los cambios de la TCR que explican la compensación en la producción de biomasa se deben, principalmente, a aumentos de la flam, y no a cambios del AFE ni de la TAN con respecto a un testigo no defoliado creciendo bajo las mismas condiciones de disponibilidad de nutrientes (van Staalkuinen *et al.* 2010). En este caso, cabe aclarar que las mediciones de las variables fueron realizadas al final del período post-defoliación, por lo tanto, el área foliar específica podría haber compensado al principio de dicho período y luego diluirse el efecto hacia el final de tiempo considerado.

En resumen, hasta el momento se piensa que los ajustes morfológicos serían los principales responsables de explicar las respuestas de crecimiento compensatorio luego de un evento de defoliación bajo situaciones con distinta disponibilidad de nutrientes. En cambio, los ajustes fisiológicos serían los principales determinantes del crecimiento post-defoliación en situaciones de sequía; y aún no se conoce cuál o cuáles serían los componentes que determinan la compensación del crecimiento post-defoliación en situaciones de inundación.

2.1.5 Objetivos e hipótesis

Oosterheld y McNaughton (1988) postularon que las respuestas de las plantas a la defoliación, ya sean morfológicas y/o fisiológicas presentan diferencias en la dinámica temporal durante el período post-defoliación (Figura 2.1). En dicho trabajo muestran que en situaciones sin limitantes de recursos, las respuestas fisiológicas se adelantan en el tiempo a las respuestas morfológicas. Las plantas defoliadas en primer lugar aumentan la tasa fotosintética muy por encima del nivel de las plantas no defoliadas, luego se produce el restablecimiento del área foliar como consecuencia del aumento del

área foliar específica y por último aumenta el número de macollos (Figura 2.1). El aumento del número de macollos es consecuencia de una conjunción de procesos. Por un lado, como consecuencia del aumento de la tasa de fotosíntesis de las hojas remanentes y nuevas (por una mayor disponibilidad de radiación para ambas al abrirse el canopeo); y por otro lado, la apertura del canopeo permite el ingreso de luz hasta la base de los macollos, y se sensa un cambio en la calidad de luz (aumento en la relación rojo: rojo lejano) que activa las yemas axilares y como consecuencia el macollaje. Dicha secuencia de respuestas determina en primer lugar que las plantas defoliadas igualen la TCR de las plantas no defoliadas y que luego la superen y así compensen en términos de producción de biomasa (Figura 2.1).

Dada la importancia del tiempo de recuperación post-defoliación y la interacción entre la defoliación y la disponibilidad de recursos, surge la necesidad de conocer la dinámica temporal de las respuestas morfológicas y fisiológicas a la defoliación en distintas situaciones de disponibilidad de recursos.

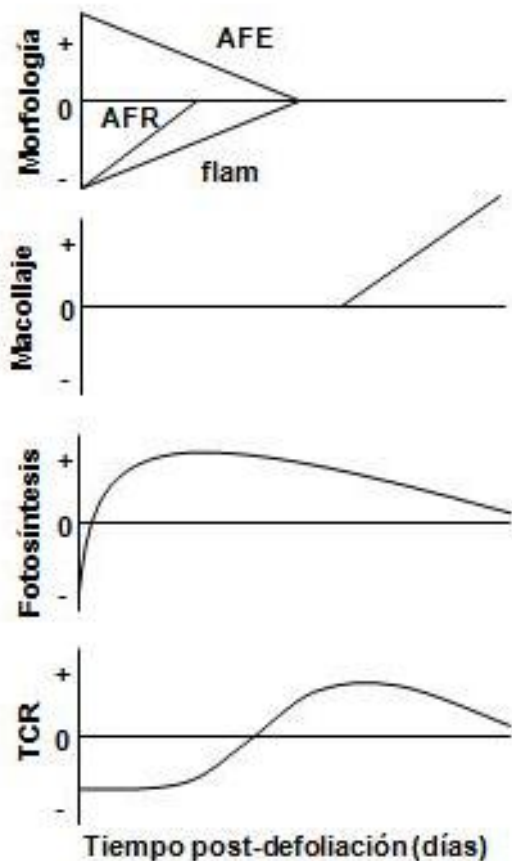


Figura 2.1: Modelo del patrón temporal de respuesta de las siguientes variables a un evento de defoliación: AFR, área foliar relativa; AFE, área foliar específica; flam, fracción de láminas; macollaje, fotosíntesis y TCR, tasa de crecimiento relativa. La defoliación ocurre en el tiempo cero. La línea horizontal corresponde a una planta no defoliada (adaptado de Oosterheld y McNaughton, 1988).

Objetivo:

1) Estudiar el efecto de la defoliación sobre la compensación en términos de producción de biomasa y sobre la dinámica temporal de las variables morfológicas y

fisiológicas que explican la recuperación post-defoliación de plantas individuales de *Paspalum dilatatum* (Poir.) en situaciones de distinta disponibilidad de recursos.

Hipótesis:

1.1) *Paspalum dilatatum* presenta mayor grado de compensación en términos de producción de biomasa (mayor tolerancia a la herbivoría) bajo condiciones de inundación y sequía (teniendo en cuenta que se considera una especie tolerante a ambas situaciones) que bajo condiciones de riego y riego y fertilización. El grado de compensación depende del incremento necesario de la TCR para compensar la producción de biomasa, y del recurso que esté limitando el crecimiento antes y después del evento de defoliación.

1.2) En situaciones de exceso o déficit hídrico la TCR tiene una mayor contribución relativa de la TAN; en cambio en situaciones con distinta disponibilidad de nutrientes, es más importante la contribución relativa del AFR, AFE y flam.

1.3) A mayor tiempo de recuperación transcurrido, mayor es la importancia relativa de los componentes morfológicos para explicar la TCR, independientemente de la disponibilidad de recursos del ambiente.

2.2 MATERIALES Y METODOS

2.2.1 Material vegetal

Para poner a prueba estas hipótesis, la especie seleccionada fue *Paspalum dilatatum* (Poir.). Se la seleccionó porque presenta alta tasa de crecimiento y aptitud forrajera, tolera distintos agentes de estrés, como sequía (Loreti y Oosterheld 1996) e inundación (Insausti *et al.* 2001, Striker *et al.* 2006) y se comporta como dominante en la comunidad B de los pastizales de Pampa Deprimida (Burkart *et al.* 1990). Dicha comunidad presenta inundaciones y sequías frecuentes (a fines de invierno y verano respectivamente), baja disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y fósforo y ha estado sometida a pastoreo desde hace muchos años (Soriano 1991). Se extrajeron 20 plantas adultas de *Paspalum dilatatum* de la comunidad B de un pastizal de la Pampa Deprimida (Estancia Las Chilcas, 36°30'S y 58°30'O, partido de Pila, provincia de Buenos Aires), que fueron multiplicadas vegetativamente hasta llegar a 320 plantas. Las plantas fueron trasplantadas el 30/09/2008 a su maceta final (4 litros) con un sustrato compuesto por 50% de suelo originario de la comunidad B de la Pampa Deprimida, y 50% de arena. Se realizó dicha mezcla de suelo debido a que la textura del suelo originario es muy arcillosa y dificulta la cosecha de raíces, generando potenciales pérdidas de las mismas. Una vez transcurrido el tiempo de aclimatación (3 meses), se seleccionaron 280 plantas para el experimento. El criterio de selección fue que las plantas fueran homogéneas en cuanto a tamaño, particularmente en lo que respecta al diámetro de la base de la planta y número de macollos presentes.

2.2.2 Diseño experimental

Se realizó un experimento en invernáculo durante noviembre y diciembre de 2008. El diseño experimental fue completamente aleatorizado, de 2 factores (defoliación y

tiempo de recuperación) y cinco repeticiones para cuatro situaciones que determinan un gradiente de disponibilidad de recursos: riego y fertilización, riego, inundación y sequía (Figura 2.2). Cada una de las repeticiones consistió en una planta por maceta. El factor defoliación contó con dos niveles: defoliado y no defoliado. El factor tiempo de recuperación contó con siete niveles (momentos), correspondientes a la cosecha inicial (tiempo cero, momento de defoliación) y a 6 cosechas semanales posteriores. Todos los tratamientos (defoliación y disponibilidad de recursos) se aplicaron simultáneamente al inicio del experimento. El experimento duró 45 días.

2.2.3 Aplicación de tratamientos

La defoliación se realizó con tijeras a una altura de 6 cm desde la superficie del suelo, lo que representó la remoción de un 50% de la biomasa aérea. En la situación de mayor disponibilidad de recursos, riego y fertilización, cada una de las macetas fue fertilizada al inicio del experimento con urea y SPT (súper fosfato triple) con una dosis equivalente a $\sim 220 \text{ kg N.ha}^{-1}$ y 100 kg P.ha^{-1} respectivamente. En las situaciones de riego y fertilización y riego, el contenido hídrico de las macetas se mantuvo a capacidad de campo todo el experimento. En las situaciones de inundación, las macetas se mantuvieron desde el inicio del experimento inundadas a una altura de 3 cm sobre la superficie del suelo. Las plantas inundadas defoliadas presentaron área foliar remanente por encima de la superficie del agua desde el inicio del experimento. Por último, para la situación de sequía, las macetas se mantuvieron con un contenido hídrico correspondiente a un 60% de la capacidad de campo. Es decir que las plantas se regaron diariamente con el volumen necesario para mantener el contenido hídrico a capacidad de campo, 60% de capacidad de campo y 3 cm de altura de inundación, respectivamente según el tratamiento asignado. El volumen de agua necesario para regar cada maceta se estimó mediante la diferencia de peso de las macetas con respecto al peso en capacidad de campo o 60% de capacidad de campo según la situación de recursos (riego y fertilización, riego y sequía). Las macetas estuvieron agrupadas por combinación de tratamientos de disponibilidad de recursos y defoliación; y fueron rotadas diariamente dentro de cada grupo para que el efecto borde y el efecto de los vecinos sea similar para todas las macetas. Asimismo, los grupos fueron rotados periódicamente, cambiando su ubicación dentro del invernáculo.



Figura 2.2: Disposición de las macetas y distintas situaciones de disponibilidad de recursos en el invernáculo.

2.2.4 Variables de respuesta

Se cosecharon 5 plantas al inicio del experimento (el día 04/11/2008, cosecha coincidente con la aplicación de los tratamientos) y 5 plantas seleccionadas al azar de cada nivel de defoliación y de disponibilidad de recursos en cada una de las cosechas posteriores (a los 7, 15, 21, 29, 37 y 45 días posteriores a la defoliación). Cada planta cosechada fue separada en 6 compartimentos: raíces, vainas, láminas, macollos con menos de una hoja completamente expandida, vástagos florales y material seco (vainas, láminas, vástagos todos secos) que fueron pesados individualmente y luego agrupados en biomasa verde aérea, biomasa subterránea y biomasa seca. La biomasa verde aérea incluyó la biomasa correspondiente a vainas, láminas, macollos con menos de una hoja completamente expandida y vástagos florales, la biomasa subterránea incluyó la biomasa de raíces y la biomasa seca incluye la biomasa clasificada como material seco. Se contó el número de macollos vegetativos y reproductivos. Una vez separado, cada compartimento de biomasa fue identificado y secado en estufa a una temperatura de 60 °C por 72 hs y luego pesado. El área foliar de cada planta se obtuvo midiendo el área foliar de todas las láminas verdes presentes, inmediatamente después de la cosecha. El área foliar se obtuvo mediante el uso de un areafolímetro (LI-3100 Area Meter, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, EEUU).

La TCR ($\text{g MS} \cdot \text{g MS}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$), tanto aérea como subterránea, se calculó como la pendiente de la relación entre el logaritmo natural de la biomasa (aérea o subterránea, según corresponda) y el tiempo de recuperación post-defoliación (Vernon y Allison 1963, Hughes y Freeman 1967, Poorter y Lewis 1986, Poorter 1989, Poorter y Garnier 1996, Hoffman y Poorter 2002). Diferencias significativas de las pendientes indican diferencias significativas de la TCR de las plantas defoliadas versus las no defoliadas. Una mayor pendiente indica entonces una mayor TCR. Los cambios de la TCR necesarios para que las plantas defoliadas compensen en biomasa se pueden explicar mediante el análisis de la dinámica temporal de cada uno de los componentes morfológicos y fisiológicos que explican dicha variable. En un momento determinado una mayor TCR puede ser explicada por el aumento de ambos componentes y en otro momento durante la recuperación post-defoliación la mayor TCR puede ser explicada por aumento de un componente y reducción del otro. Como respuestas morfológicas a la defoliación y su interacción con el tiempo de recuperación se calcularon las siguientes variables (Figura 2.3) para cada situación de disponibilidad de recursos:

- **AFR** ($\text{cm}^2 \cdot \text{g BT}^{-1}$): cociente entre el área foliar de la planta y la biomasa total; siendo BT la biomasa total.
- **flam** ($\text{g lámina} \cdot \text{g BT}^{-1}$): cociente entre la biomasa de láminas y la biomasa total.
- **AFE** ($\text{cm}^2 \cdot \text{g lámina}^{-1}$): cociente entre el área foliar total y la biomasa de láminas.
- **Lámina/vaina** ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$): cociente entre la biomasa de láminas y la biomasa de vainas.
- **BA/BS** ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$): cociente entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea, donde BA y BS son la biomasa aérea y subterránea respectivamente.

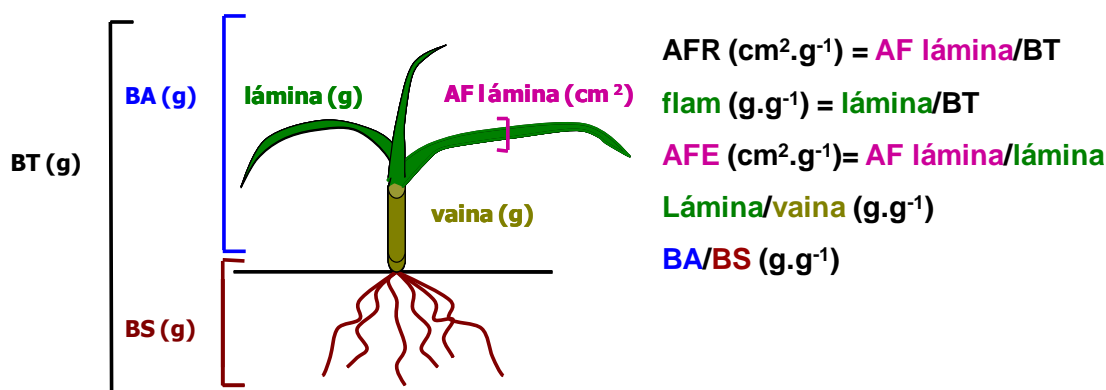


Figura 2.3: Esquema de *P. dilatatum*, sus órganos y las variables calculadas a partir de ellos. BT: Biomasa total, BA: biomasa aérea, BS: Biomasa subterránea, AFR: aérea foliar relativa, flam: fracción de láminas, AFE: área foliar específica, Lámina/vaina: relación entre biomasa de láminas y vainas y BA/BS: relación entre biomasa aérea y subterránea.

Por su parte las respuestas fisiológicas a la defoliación y su interacción con el tiempo de recuperación post-defoliación se obtuvieron mediante el cálculo de la TAN (cada 15 días). La TAN se calculó según la fórmula de Hunt (1982) como:

$$\text{TAN (g MS.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}) = (\text{BT}_2 - \text{BT}_1) / (t_2 - t_1) * (\ln \text{AF}_2 - \ln \text{AF}_1) / (\text{AF}_2 - \text{AF}_1)$$

Donde:

TAN (g MS.cm⁻².d⁻¹): tasa de asimilación neta

BT (g): Biomasa total por planta

t (d): tiempo expresado en días

AF (cm²): área foliar por planta

ln es el logaritmo natural, y los subíndices 1 y 2 corresponden al tiempo 1 y 2 respectivamente.

Asimismo, durante el transcurso del experimento se realizaron mediciones fisiológicas de potencial agua de la hoja con una cámara de presión tipo Schölander (Bio-Control, Buenos Aires, Argentina), conductancia estomática de la hoja mediante el uso de un porómetro (AP4, Delta T-Devices Ltd, Cambridge, Reino Unido), difusión radial de oxígeno mediante el uso de microelectrodos de platino (Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) y fotosíntesis mediante un medidor de intercambio neto de carbono portátil (Li-6200, Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, EEUU); mediciones correspondientes a la tesis de grado de Joaquín Lascombes. Dichas mediciones permitieron corroborar la efectividad de los tratamientos de recursos aplicados.

2.2.5 Corroboración de tratamientos

Al inicio del experimento, la radiación fotosintéticamente activa incidente promedio fue de $1380 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, el suelo de las macetas presentó en promedio un contenido gravimétrico de $26,3 \pm 1,8 \%$ (correspondiente a capacidad de campo), y las plantas presentaron un potencial agua de la hoja de $-1,14 \pm 0,05 \text{ MPa}$, una conductancia estomática de $175,2 \pm 46,6 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, y una tasa fotosintética de $20,1 \pm 3,7 \mu\text{mol}$

$\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Estos valores concuerdan con los observados por Insausti *et al.* (2001) para *Paspalum dilatatum*, en donde se registraron valores de potencial agua de $-1,1$ MPa, conductancia estomática de $110 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, tasa fotosintética de $20 \text{ } \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para condiciones de buena disponibilidad hídrica y de nutrientes y baja demanda atmosférica.

Al final del experimento, se observaron diferencias significativas en potencial agua de las hojas, la tasa de difusión radial de oxígeno del suelo, y concentración de nitrógeno y fósforo en láminas. Las plantas en sequía presentaron un potencial agua promedio de $-2,46 \pm 0,4$ MPa valores que se corresponden con situaciones de estrés hídrico (Insausti *et al.* 2001); mientras que las plantas regadas e inundadas presentaron un valor promedio de $-1,43 \pm 0,12$ MPa. Por su parte, el suelo de las plantas regadas (control) presentó valores de tasa de difusión radial de oxígeno en el suelo promedio de $76,45 \times 10^{-8} \pm 5,7 \times 10^{-8} \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$ mientras que los suelos de plantas inundadas de $3,56 \times 10^{-8} \pm 1,25 \times 10^{-8} \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$. La gran diferencia en la tasa de difusión radial de oxígeno en el suelo entre ambos tratamientos muestra las condiciones de anoxia en el tratamiento de inundación. En este sentido, los valores observados son similares a los presentados por Striker *et al.* (2008) donde la difusión radial de oxígeno fue de $60 \pm 1 \times 10^{-8} \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$, de $6 \pm 1 \times 10^{-8} \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$ y de $0,6 \pm 1 \times 10^{-8} \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$ antes, a los 3 días y al final de la inundación respectivamente. Por último, las plantas fertilizadas presentaron mayor concentración de nitrógeno y de fósforo en láminas que las plantas no fertilizadas ($3,16 \pm 0,33$ % vs $1,83 \pm 0,35$ %; y $0,3 \pm 0,03$ % vs $0,16 \pm 0,02$ % de concentración de nitrógeno y fósforo para plantas fertilizadas y no fertilizadas respectivamente). Según la literatura, en cultivos, las concentraciones de nitrógeno y fósforo adecuadas para el crecimiento son de 3-4,2% y 0,26-0,5% respectivamente (Marschner 1995).

2.2.6 Análisis estadístico

En primer lugar, se corroboraron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Como las variables biomasa total, aérea y subterránea final no cumplían el supuesto de homogeneidad de varianzas fueron transformadas al logaritmo natural de la biomasa. Por la misma razón, la variable número de macollos fue transformada en el logaritmo con base 10. Luego se evaluaron mediante ANVAs de una vía, con la defoliación como factor principal.

Las TCR aéreas y subterráneas se evaluaron mediante test de pendientes entre niveles de defoliación para cada tratamiento de disponibilidad de recursos. Por su parte, para analizar las respuestas morfológicas y fisiológicas se realizaron ANVAs de doble vía, con defoliación y tiempo de recuperación post-defoliación como factores principales para cada una de las situaciones de disponibilidad de recursos. En los casos en que la interacción defoliación-tiempo de recuperación fue significativa, se realizaron contrastes entre niveles de defoliación para cada nivel del tiempo de recuperación y cada situación de disponibilidad de recursos. Para todos los análisis estadísticos se usó el programa Infostat, versión 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

A la hora de describir, interpretar y discutir los resultados, se armó un gradiente de disponibilidad de recursos. El gradiente más lógico surge de pensar en los tres tratamientos de recursos en donde varía la disponibilidad hídrica y de nutrientes; primero fertilización y riego, luego riego y por último sequía. Sin embargo, debido a la frecuencia y gran importancia de los efectos de las inundaciones en los pastizales de la zona de estudio, se decidió como esencial la incorporación de dicho tratamiento dentro del gradiente. Entonces, para el armado del gradiente se consideró que como *Paspalum*

dilatatum es una especie tolerante a la inundación parcial, dicho tratamiento iría en conjunto o posterior al tratamiento de riego que sería el tratamiento de referencia.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Compensación en términos de producción de biomasa

Al final del tiempo de recuperación (45 días), los resultados mostraron que la producción de biomasa total fue distinta según el tratamiento de recursos aplicado (Figura 2.4). En condiciones de riego y fertilización y riego, la defoliación redujo significativamente la producción de biomasa total en un 23% ($p=0,04$) y 27% ($p=0,002$) respectivamente; y la biomasa subterránea en 33% ($p=0,04$) y 43% ($p=0,002$) para los mismos tratamientos de disponibilidad de recursos (Figura 2.4). En cambio, bajo condiciones más limitantes, de inundación o sequía, la defoliación no modificó significativamente la producción de biomasa total y subterránea (Figura 2.4). En términos de biomasa aérea, la defoliación no afectó significativamente la producción de biomasa independientemente de la disponibilidad de recursos (Figura 2.4).

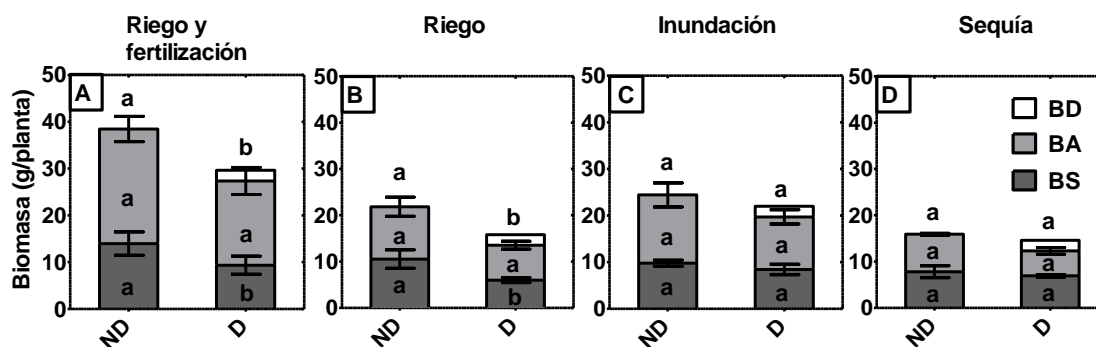


Figura 2.4: Biomasa final de plantas defoliadas (D) y no defoliadas (ND) para cada situación de disponibilidad de recursos: A) Riego y fertilización, B) Riego, C) Inundación y D) Sequía. Las barras gris oscuro representan la biomasa subterránea (BS), las barras gris claro representan la biomasa aérea verde final más la biomasa producida y senescida durante el período de recuperación (BA) y las barras blancas representan la biomasa removida por la defoliación (BD) al inicio del experimento. Letras distintas indican diferencias significativas $p < 0,05$ entre niveles de defoliación.

Es decir que, la defoliación sólo tuvo efecto negativo en la producción de biomasa total bajo condiciones de riego y fertilización y riego (que se explica por una menor producción de biomasa subterránea); pero no tuvo efectos negativos en la producción de biomasa total (ni en biomasa aérea y subterránea) bajo condiciones de inundación y sequía.

En primer lugar, se observó que la TCR de las plantas tanto defoliadas como no defoliadas fue mayor en condiciones de riego y fertilización, luego en inundación y riego y por último en condiciones de sequía, es decir que siguió un gradiente de disponibilidad de recursos (Figura 2.5). En segundo lugar, la defoliación aumentó significativamente la TCR aérea bajo todas las situaciones de disponibilidad de recursos (Figura 2.5 A, B, C y D); lo que explicaría la compensación completa en producción de biomasa aérea (Figura 2.4) en todas las situaciones. En tercer lugar, la defoliación modificó significativamente la TCR subterránea según la disponibilidad de recursos (Figura 2.5 E, F, G y H). Mientras que en condiciones de riego y fertilización y riego la defoliación redujo la TCR subterránea (Figura 2.5 E y F); en condiciones de inundación

y sequía la defoliación no afectó significativamente la TCR subterránea (Figura 2.5 G y H). Dichos cambios de la TCR subterránea se corresponden con una menor biomasa subterránea de las plantas defoliadas con respecto a su control no defoliado para las situaciones de riego y fertilización y riego (Figura 2.4 A y B) e igual biomasa subterránea bajo inundación y sequía (Figura 2.4 C y D). Estos resultados sugieren compensación completa en biomasa aérea y total en condiciones de inundación y sequía debido al aumento de la TCR aérea y al mantenimiento de la TCR subterránea al mismo nivel que las plantas no defoliadas. En cambio, en las situaciones de riego y riego y fertilización, la compensación fue completa en biomasa aérea pero no en biomasa total, debido a la reducción de la TCR subterránea de las plantas defoliadas con respecto a las no defoliadas.

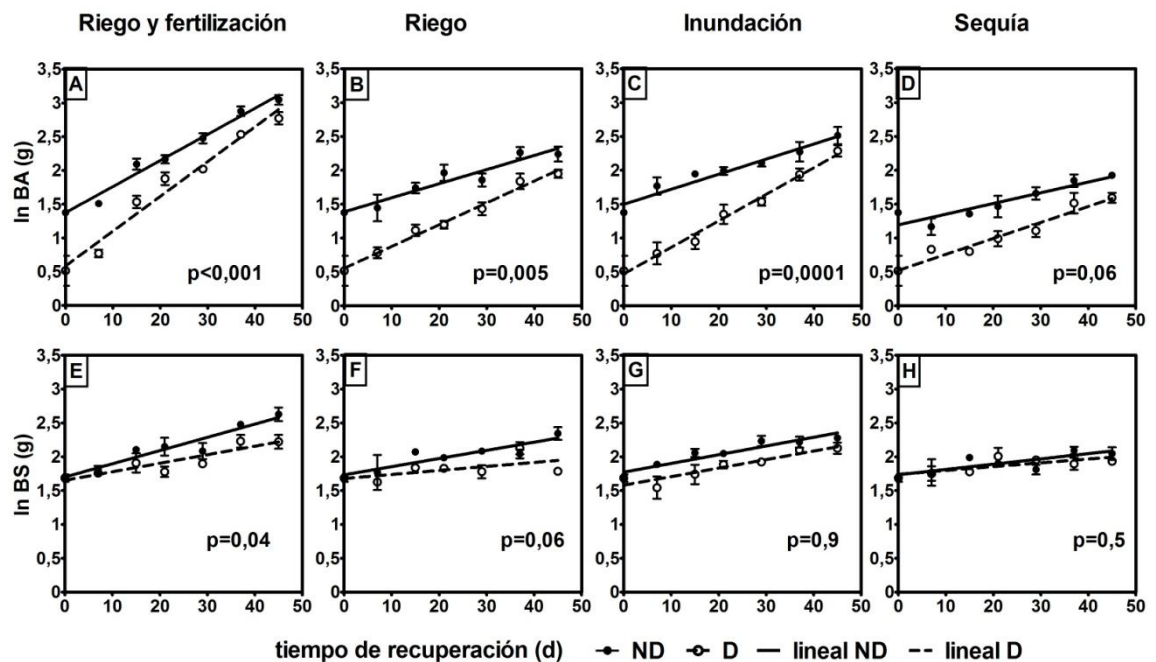


Figura 2.5: Logaritmo natural de la biomasa aérea (BA) y subterránea (BS) de plantas defoliadas (D, círculos vacíos y líneas punteadas) y no defoliadas (ND, círculos y líneas llenas) en función del tiempo de recuperación para cada una de las situaciones de disponibilidad de recursos: Riego y fertilización (A, E); Riego (B, F); Inundación (C, G) y Sequía (D, H). La pendiente de la regresión lineal representa la TCR tanto aérea (A, B, C, D) como subterránea (E, F, G, H). Valores $p < 0,05$ determinan diferencias significativas de las pendientes entre niveles de defoliación.

2.3.2 Respuestas morfológicas: área foliar relativa, proporción de láminas y área foliar específica

La defoliación afectó la respuesta del AFR y sus componentes: flam y AFE. En primer lugar, la respuesta del AFR y flam fue distinta según el tiempo post-defoliación transcurrido ($p < 0,0001$ de la interacción) en todas las situaciones de disponibilidad de recursos evaluadas. En segundo lugar la dinámica temporal post-defoliación del AFR y la flam difirió según la disponibilidad de recursos, ya que no sólo se observaron diferencias en el momento de restablecimiento del AFR y flam, sino también en la tasa (es decir la pendiente) con la que ocurrió dicho proceso (Figura 2.6). El restablecimiento del AFR post-defoliación ocurrió en promedio a los 21 días en condiciones de riego y fertilización, riego e inundación y a los 28 días en condiciones de

sequía (Figura 2.6). De la misma manera, el restablecimiento de la proporción de láminas ocurrió a los 21 días en las situaciones de riego y fertilización, riego e inundación, y no llegó a restablecerse en condiciones de sequía (Figura 2.6) en los 45 días de recuperación considerados. Se observó que la tasa con que las plantas defoliadas restablecieron tanto el AFR como flam fue mayor en condiciones de riego y fertilización, le siguieron en importancia las plantas en condiciones de riego y de inundación, y la menor tasa la presentaron las plantas en condiciones de sequía (Figura 2.6).

Por su parte, la defoliación también afectó al otro componente del AFR, el AFE a lo largo del tiempo de recuperación, pero sólo en situaciones de riego y fertilización ($p=0,001$ de la interacción) y riego ($p=0,002$ de la interacción). La defoliación aumentó el AFE, es decir, determinó la generación de hojas más finas y/o menos densas durante el período de recuperación bajo situaciones de riego y fertilización y riego, pero no se observaron efectos significativos de la defoliación sobre el AFE bajo condiciones de inundación y sequía, aunque las tendencias fueron similares a los otros tratamientos. Es decir que a mayor disponibilidad de recursos, el restablecimiento del área foliar y la biomasa aérea ocurrió antes durante el tiempo de recuperación debido a un aumento de la tasa del proceso que permite que las plantas que fueron defoliadas alcancen antes los valores de AFR que presentan las plantas no defoliadas a partir de hojas más finas y/o menos densas ($>AFE$).

Los componentes de la flam (la relación lámina:vaina y la relación BA:BS) también se vieron afectados por la defoliación. La relación lámina:vaina se restableció a los 14 días en plantas inundadas, a los 21 días en las plantas regadas y a los 35 días tanto en plantas regadas y fertilizadas como en plantas en sequía (Figura 2.7). En estas dos últimas situaciones, extremas en el gradiente de recursos, las plantas defoliadas alcanzaron la relación lámina:vaina más tarde en el tiempo, pero debido a distintas razones. En situaciones de riego y fertilización, a pesar de que la defoliación determinó una alta tasa de aumento de la relación lámina:vaina, las plantas control también aumentaron su relación lámina:vaina en el tiempo debido a la alta disponibilidad de recursos presentes. En cambio, en situaciones de sequía, la relación lámina:vaina se alcanzó más tarde en el tiempo de recuperación debido a las menores y muy bajas tasas de restablecimiento de dicha variable que presentaron las plantas como consecuencia de la defoliación.

La relación lámina:vaina se restableció a los 14 días en plantas inundadas, a los 21 días en las plantas regadas y a los 35 días tanto en plantas regadas y fertilizadas como en plantas en sequía (Figura 2.7). En estas dos últimas situaciones, extremas en el gradiente de recursos, las plantas defoliadas alcanzaron la relación lámina:vaina más tarde en el tiempo, pero debido a distintas razones. En situaciones de riego y fertilización, a pesar de que la defoliación determinó una alta tasa de aumento de la relación lámina:vaina, las plantas control también aumentaron su relación lámina:vaina en el tiempo debido a la alta disponibilidad de recursos presentes. En cambio, en situaciones de sequía, la relación lámina:vaina se alcanzó más tarde en el tiempo de recuperación debido a las menores y muy bajas tasas de restablecimiento de dicha variable que presentaron las plantas como consecuencia de la defoliación.

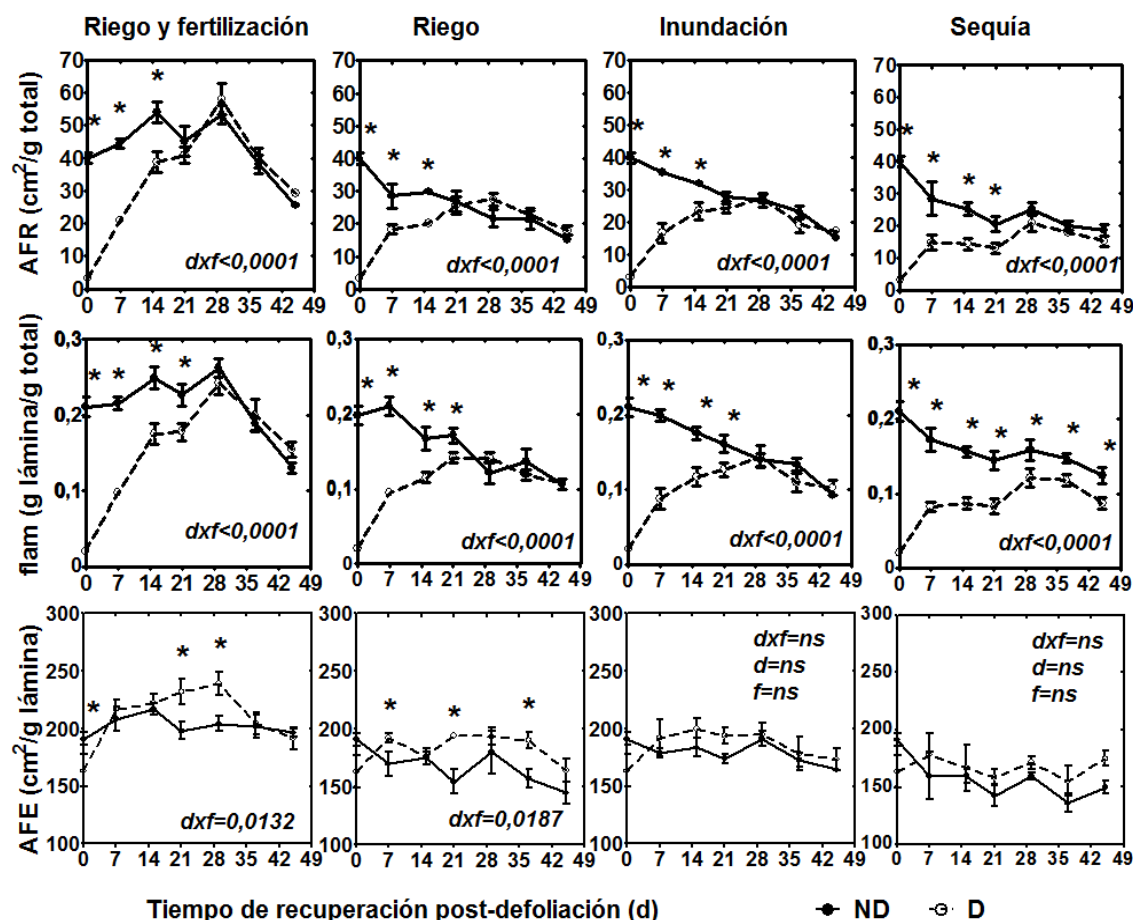


Figura 2.6: Dinámica temporal de las respuestas morfológicas a la defoliación: área foliar relativa (AFR), fracción de láminas (flam) y área foliar específica (AFE) de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las situaciones de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para valores $p < 0,05$ mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f) cuando la interacción fue significativa.

Inicialmente la defoliación redujo la relación BA:BS de las plantas a la mitad; pero el restablecimiento de dicha relación varió de acuerdo a la disponibilidad de recursos y la interacción entre la defoliación y el tiempo de recuperación. Bajo condiciones de riego más fertilización, no hubo interacción entre la defoliación y el tiempo de recuperación. La relación BA:BS aumentó con el tiempo de recuperación, y las plantas defoliadas alcanzaron los valores de las plantas no defoliadas al final del tiempo de rebrote considerado (Figura 2.7). Bajo riego, se observó interacción entre la defoliación y el tiempo de recuperación, las plantas defoliadas alcanzaron igual relación BA:BS que las plantas no defoliadas al final del período considerado, y estas últimas mantuvieron la relación BA:BS igual que al inicio del experimento durante todo el período (Figura 2.7). En cambio, la relación BA:BS de las plantas defoliadas nunca alcanzó los valores de las plantas no defoliadas bajo condiciones de inundación, aunque sí alcanzaron los valores de BA:BS que presentaron las plantas no defoliadas previo a la defoliación. Y por último, bajo sequía, las plantas defoliadas presentaron valores de

BA:BS menores que las plantas no defoliadas durante todo el período post-defoliación. El compromiso en la asignación de recursos entre biomasa aérea y subterránea observado en las plantas defoliadas inundadas y bajo sequía (menor relación BA:BS) probablemente sea debido a que el mantenimiento de la biomasa de raíces adquiere mayor importancia en estas condiciones (Figura 2.7). Las plantas regadas y fertilizadas alcanzaron valores de $1,5 \text{ g.g}^{-1}$ al final del experimento, lo que implicó un aumento del 100% de la relación BA:BS con respecto a los valores al inicio del experimento (Figura 2.7); mientras que en el otro extremo, las plantas bajo sequía mantuvieron valores alrededor de $0,5 \text{ g.g}^{-1}$, similares a los presentados inmediatamente post-defoliación.

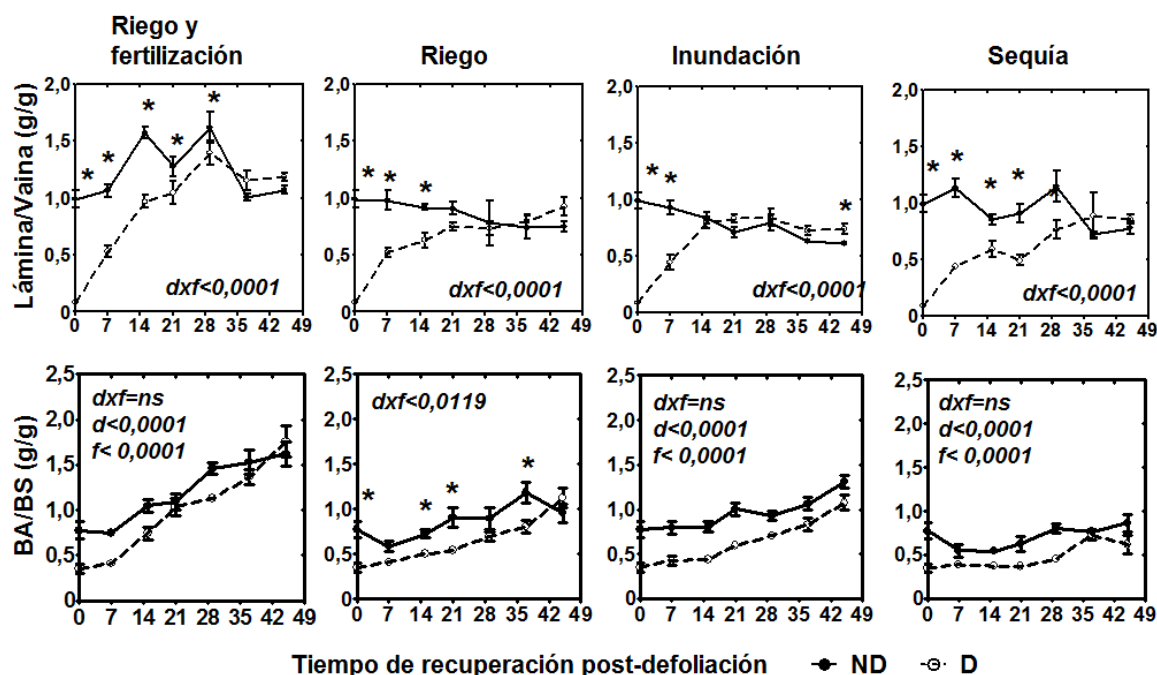


Figura 2.7: Relación biomasa de láminas: biomasa de vainas y BA/BS de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las situaciones de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f) cuando la interacción fue significativa (dxr).

Como era esperable, el efecto más importante sobre el número de macollos fue el de la fertilización (Figura 2.8), que determinó un mayor número de macollos que en el resto de las situaciones de disponibilidad de recursos. La defoliación tuvo efecto sobre el número final de macollos solo cuando las plantas fueron inundadas ($p=0,0115$; Figura 2.8). En esa situación, la defoliación disminuyó el número de macollos, en particular de los macollos vegetativos.

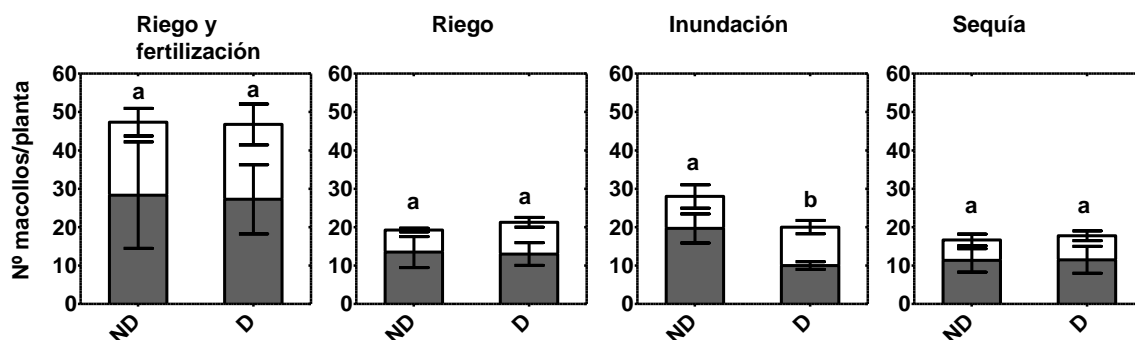


Figura 2.8: Número de macollos vegetativos (barras grises) y reproductivos (barras blancas) de plantas defoliadas (D) y no defoliadas (ND) al final del tiempo de recuperación post-defoliación, para cada una de las situaciones de disponibilidad de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Letras distintas determinan diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ entre niveles de defoliación para la variable macollos totales para cada situación de recursos.

2.3.3 Respuestas fisiológicas: tasa de asimilación neta y tasa de fotosíntesis

Los patrones de respuestas fisiológicas también variaron según la disponibilidad de recursos. Los resultados muestran que la TAN varió con los niveles de defoliación y con el tiempo de recuperación post-defoliación en situaciones de riego y fertilización (valor p de la interacción $< 0,0001$), riego (valor p de la interacción $= 0,0002$) y de sequía (valor p de la interacción $< 0,0001$; Figura 2.9); pero no en situaciones de inundación (interacción no significativa; Figura 2.9). En situaciones de inundación, la defoliación aumentó la TAN durante todo el período de recuperación post-defoliación ($p = 0,0009$; Figura 2.9), pero la magnitud de las diferencias fue más importante durante los primeros 15 días post-defoliación (fueron disminuyendo con el tiempo de recuperación, $p = 0,007$). En el resto de las situaciones la TAN aumentó como consecuencia de la defoliación sólo durante los primeros 15 días post-defoliación (Figura 2.9). Por su parte, no se observó efecto de la interacción entre la defoliación y el tiempo de recuperación sobre la tasa fotosintética bajo condiciones de riego y fertilización, riego e inundación (Figura 2.9); tampoco fue significativo el efecto principal de la defoliación (Figura 2.9) pero sí hubo efecto del tiempo de recuperación bajo riego y fertilización ($p < 0,0001$), riego ($p = 0,0127$) e inundación ($p < 0,0001$). Sólo bajo condiciones de sequía hubo interacción entre la defoliación y el tiempo de recuperación ($p = 0,0161$) y como consecuencia de ello las plantas defoliadas presentaron mayor tasa fotosintética durante los primeros 7 días post-defoliación; luego presentaron la misma tasa fotosintética que las plantas control. Por lo tanto, la mayor TAN observada durante los primeros 15 días post-defoliación en situaciones de sequía puede ser explicada en parte por una mayor tasa fotosintética foliar en relación a las plantas no defoliadas (Figura 2.9).

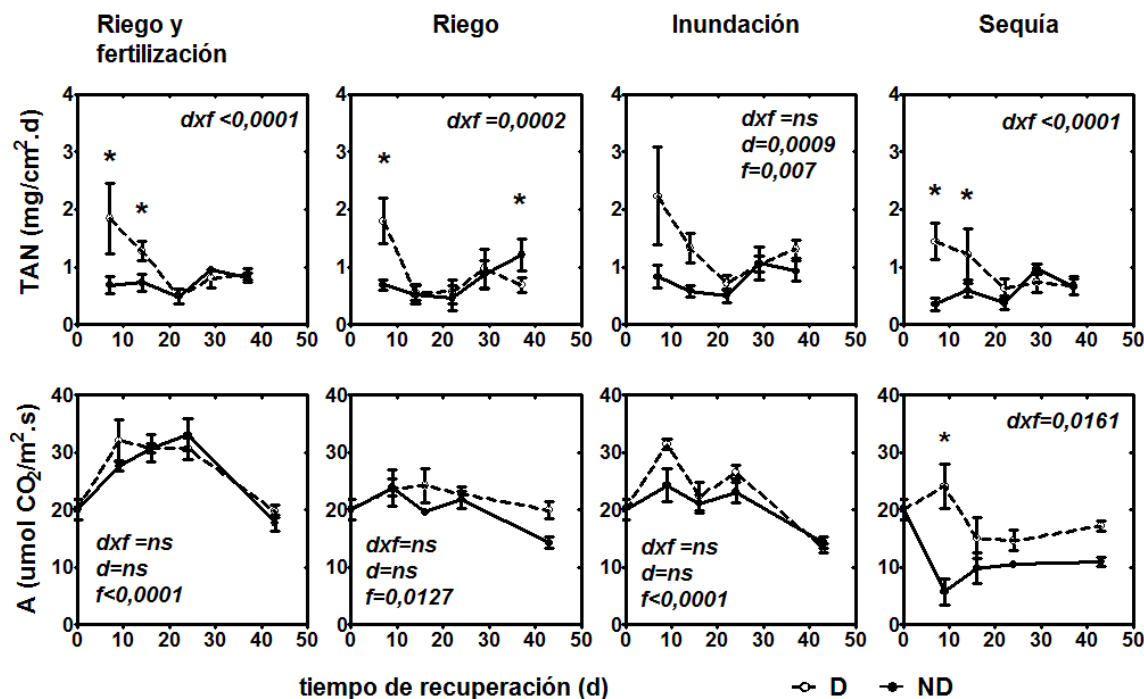


Figura 2.9: Dinámica temporal de las respuestas fisiológicas a la defoliación: tasa de asimilación neta (TAN), tasa fotosintética (A) de plantas defoliadas (D, círculo vacío y línea punteada) y plantas no defoliadas (ND, círculo y línea llena) durante el tiempo de recuperación post-defoliación para cada una de las disponibilidades de recursos: Riego y fertilización, Riego, Inundación y Sequía. Las barras de error indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas para un valor $p < 0,05$ entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación (f), realizado mediante contrastes de la interacción (dx) para cada situación de disponibilidad de recursos.

A modo de resumen, la defoliación aumentó la TCR promedio de las plantas aproximadamente un 20% para las plantas bajo condiciones de riego y fertilización y riego y un 60% y 80% en situaciones de inundación y sequía respectivamente. Dichos aumentos de la TCR permitieron que las plantas defoliadas alcanzaran compensación parcial cuando las plantas fueron regadas y fertilizadas y sólo regadas y compensación total cuando las plantas fueron inundadas o mantenidas en condiciones de sequía. Los aumentos de la TCR estuvieron explicados por cambios de los componentes morfológicos o fisiológicos, según la disponibilidad de recursos. Las respuestas morfológicas aparecen como más importantes cuando varía la disponibilidad de nutrientes; en cambio las respuestas fisiológicas adquieren mayor importancia cuando varía la disponibilidad hídrica del ambiente (ya sea inundación o sequía). En general, las respuestas fisiológicas parecieran ser más importantes para explicar la recuperación post-defoliación al inicio del período de rebrote, y a medida que transcurre el tiempo post-defoliación y se restablece el área foliar, el AFR va adquiriendo mayor importancia para determinar la respuesta a la defoliación.

2.4 DISCUSIÓN

Paspalum dilatatum presentó distintas respuestas a la defoliación, tanto en producción de biomasa como en TCR y sus componentes morfológicos y fisiológicos, que determinaron distinta capacidad de compensación según la disponibilidad de recursos del ambiente y el tiempo de recuperación post-defoliación considerado. El resultado de dichas respuestas, implicó cambios en la producción de biomasa de las plantas que permitieron caracterizar la tolerancia a la herbivoría de esta especie bajo las condiciones de recursos impuestas.

2.4.1 Tolerancia a la herbivoría de *Paspalum dilatatum* según la disponibilidad de agua y nutrientes

Los resultados de este capítulo no se enmarcaron dentro del modelo CCH, dado que a mayor disponibilidad de recursos no se observó mayor compensación en producción de biomasa ni mayor tolerancia a la herbivoría. Algunos de los resultados pudieron enmarcarse dentro del modelo GRM en el cual situaciones de estrés determinaron una mayor tolerancia a la herbivoría; como por ejemplo estrés por sequía. En este caso, la tolerancia a la herbivoría se explicó por una baja TCR de las plantas no defoliadas que determinó que el aumento absoluto de la TCR necesario para alcanzar la compensación en términos de producción de biomasa sea muy bajo. Sin embargo, no se observó menor tolerancia a la herbivoría al comparar las plantas fertilizadas vs las no fertilizadas. En esta situación, el modelo no explica las respuestas de tolerancia observadas, por lo menos dentro de los rangos evaluados en este estudio. A pesar de que la concentración de nitrógeno y fósforo en láminas de las plantas no fertilizadas fue menor a la concentración considerada como adecuada, el déficit de nutrientes parece no haber sido lo suficientemente limitante como para reducir la tasa de crecimiento de las plantas no defoliadas. Como consecuencia, el aumento de la TCR de las plantas defoliadas no fertilizadas no fue suficiente para alcanzar la compensación completa.

Por su parte, el modelo LRM aparece como un modelo superador ya que permite identificar al recurso que limita el *fitness* y/o que varía en el ambiente en ausencia de herbivoría (recurso focal), y recursos alternativos que varían entre ambientes. Las plantas de *P. dilatatum* fertilizadas presentaron igual tolerancia a la herbivoría, es decir presentaron misma pendiente, que las plantas no fertilizadas (Figura 2.10.A). Siguiendo la lógica del modelo, esto significa que a pesar de que una menor disponibilidad de nitrógeno y fósforo limita el *fitness* de las plantas en ausencia de herbivoría (*fitness* de plantas ND), la herbivoría no tuvo efecto sobre el uso o adquisición del recurso focal (nitrógeno y fósforo); pero sí sobre el uso o adquisición de algún recurso alternativo (carbono por ejemplo); debido seguramente al menor área foliar en las plantas no fertilizadas. El carbono no limitaría en mayor medida el *fitness* de las plantas en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno y fósforo, por lo tanto las plantas presentan igual tolerancia a la herbivoría en ambos ambientes. En cambio, cuando la disponibilidad de agua (ya sea déficit o exceso) es la variable que afecta el crecimiento en ausencia de herbivoría, las respuestas de tolerancia cambian (Figura 2.10 B).

En condiciones de inundación parcial (como en esta tesis), el *fitness* de las plantas de *P. dilatatum* no estuvo limitado por el recurso focal (oxígeno) en ausencia de herbivoría (*fitness* ND, Figura 2.10.B); dado que *Paspalum dilatatum* se comporta como una especie tolerante a la inundación de estas características (Insausti *et al.* 2001).

La herbivoría no tuvo efecto sobre el recurso focal debido a que en las condiciones experimentales planteadas, el área foliar permaneció por encima de la superficie del agua durante todo el experimento lo que mantendría el contacto y adquisición de oxígeno por la planta debido probablemente al aumento de aerénquima y de la porosidad de raíces (Insausti *et al.* 2001). Por lo tanto, el efecto de la herbivoría sobre la adquisición y uso del recurso focal en este caso, estaría mediado por una relación de compromiso entre la intensidad de la defoliación y la altura de la superficie del agua. Los resultados de este trabajo muestran una mayor tolerancia a la herbivoría en condiciones de inundación parcial (Figura 2.10 B), lo que se contradice con el modelo, que predice igual tolerancia a la herbivoría en ambas situaciones de riego (control) e inundación. Entonces, el modelo del LRM parece no poder caracterizar la respuesta en tolerancia a la herbivoría de plantas de *Paspalum dilatatum* en condiciones de inundación y sería interesante poder incluir alternativas de predicción de tolerancia a la herbivoría para dichas condiciones.

Por su parte, cuando las plantas de *Paspalum dilatatum* fueron sometidas a condiciones de sequía (el agua como recurso focal) el *fitness* de las plantas no defoliadas fue menor (Figura 2.10 B). Según el modelo, en esta situación, la herbivoría afecta el uso o adquisición de un recurso alternativo que limita el *fitness* en condiciones de riego (situación no limitante del recurso focal), exacerbando la limitación del recurso alternativo y determinando que la tolerancia a la herbivoría sea menor en condiciones de riego que en condiciones de sequía. Visto de otra manera, la herbivoría, tuvo un efecto atenuante sobre la sequía y promotor sobre la inundación, determinando que *Paspalum dilatatum* no presente diferencias en biomasa en respuesta a la defoliación bajo condiciones de cambios en el contenido hídrico del suelo.

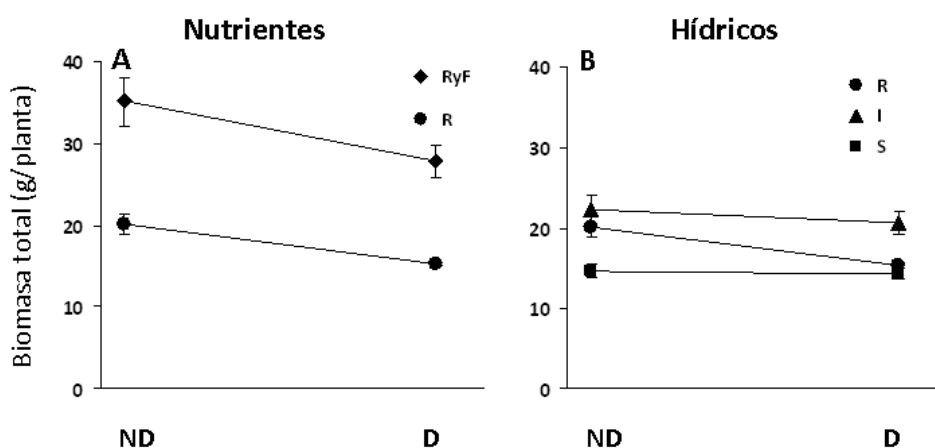


Figura 2.10: Tolerancia a la defoliación de plantas de *Paspalum dilatatum* según la disponibilidad de recursos del ambiente, A) Nutrientes (RyF: regado y fertilizado con N y P; R: regado, sin agregado de nutrientes) y B) Hídricos (R: regado, I: inundado, S: sequía) para los siguientes niveles de defoliación: ND: no defoliado y D: defoliación del 50% de la biomasa aérea. La biomasa total considera la biomasa aérea (verde final más la biomasa producida y senescida durante el período) y la biomasa subterránea al final del período de recuperación.

2.4.2 Compensación en términos de producción de biomasa total, aérea y subterránea

La defoliación de *Paspalum dilatatum* redujo la biomasa total al final del período de recuperación bajo condiciones de riego, por una menor biomasa subterránea (Figura 2.4). Loreti *et al.* (2001) también mostraron reducciones de un 10% de la biomasa total de plantas de *P. dilatatum* como consecuencia de la defoliación, sin observar diferencias en la biomasa aérea. Por su parte, como era esperable la fertilización aumentó la biomasa total con respecto a las plantas sólo regadas, pero la defoliación de plantas fertilizadas también redujo la biomasa total debido a una menor biomasa subterránea en relación a las no defoliadas. Hamilton III *et al.* (1998) observaron también igual biomasa aérea y menor biomasa radical en las plantas defoliadas y fertilizadas y una mayor partición a biomasa aérea debido al efecto conjunto de la defoliación y la fertilización. Es decir que en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno, la magnitud del efecto negativo de la defoliación sobre la producción de biomasa de *Paspalum dilatatum* es mayor que en condiciones limitantes de dicho nutriente; como también fue evidenciado en una revisión bibliográfica por Ferraro y Oosterheld (2002).

En cambio, la defoliación no tuvo efecto negativo sobre la producción de biomasa en plantas inundadas ni bajo sequía (Figura 2.4). En general, los resultados indican que la defoliación tiene un efecto atenuante del estrés por sequía en línea con lo observado por Simoes y Baruch (1991) y por Georgiadis *et al.* (1989); y la inundación tiene un efecto atenuante de la defoliación. La inundación no afectó negativamente a las plantas no defoliadas de *Paspalum dilatatum* como ya fuera observado por Loreti *et al.* (1994); sin embargo, el efecto negativo de la defoliación sobre la producción en biomasa en las plantas inundadas observadas por Loreti *et al.* (1994) y por Striker *et al.* (2008) no fue observado en esta tesis. Es probable que las diferentes respuestas observadas se deban en un caso a diferencias en la intensidad de defoliación: 6 cm (este trabajo) vs 1,5-2 cm (Loreti *et al.* 1994); y en el otro caso a la severidad de la inundación: 3 cm en este trabajo (siempre hubo material remanente por sobre la altura de agua) vs 6 cm de altura (Striker *et al.* 2008). En esta tesis, los resultados muestran que la proporción del material remanente por encima de la superficie del agua fue suficiente para compensar en biomasa. Por lo tanto, la proporción de material remanente por encima de la altura de inundación podría ser uno de los factores determinantes para alcanzar la compensación en biomasa luego de un evento de defoliación.

En términos de producción de biomasa aérea, las plantas defoliadas presentaron compensación completa o total en todas las situaciones de disponibilidad de recursos. Esta respuesta ya ha sido documentada por varios autores (Hilbert *et al.* 1981, Oosterheld y McNaughton 1988, Oosterheld 1992) quienes observaron compensación total en el crecimiento aéreo luego de una defoliación, debido a un aumento de la TCR. Alcanzar igual biomasa total luego de un evento de defoliación depende tanto del aumento de la TCR aérea como también del mantenimiento de la TCR subterránea de las plantas defoliadas y dicha combinación depende de la disponibilidad de recursos presentes durante el período de recuperación. Aumentos de la TCR aérea a expensas de reducciones de la TCR subterránea que permiten alcanzar la compensación en biomasa luego de la defoliación también han sido documentados por Oosterheld (1992) en situaciones sin limitaciones de recursos. En general, en situaciones de baja oferta de recursos aéreos (por ejemplo luz) las plantas incrementan la asignación de biomasa a

estructuras aéreas (tallos y hojas); mientras que en situaciones de baja oferta de recursos subterráneos (agua y nutrientes) incrementan la asignación a raíces (Poorter y Nagel 2000). Entonces la ocurrencia de un evento de defoliación, es decir un estrés de carbono (recurso aéreo), en situaciones de un estrés de recursos subterráneos generaría un compromiso en la asignación de biomasa entre estructuras aéreas y subterráneas. En este trabajo entonces, situaciones de inundación o sequía determinan un compromiso de asignación de recursos tanto hacia biomasa aérea (para restablecer el equilibrio de carbono) como subterránea, para maximizar la absorción de agua en sequía o mantener la respiración radical en inundación. Sin embargo, en estos casos las plantas defoliadas no sólo aumentaron la TCR aérea (Figura 2.5), sino que también mantuvieron la TCR subterránea a iguales valores que las plantas no defoliadas (Figura 2.5); lo que se tradujo en la ausencia de diferencias en la biomasa de raíces como se mencionara anteriormente (Figura 2.4). En cambio, en las situaciones de riego y riego y fertilización, a pesar de y a causa de no presentar limitaciones de recursos subterráneos, el estrés por defoliación determinó que la asignación a biomasa aérea fuese mayor y que las plantas defoliadas presenten incrementos de su TCR aérea (Figura 2.5), a expensas de una menor asignación a biomasa subterránea y como consecuencia una menor TCR subterránea (Figura 2.5) en comparación a las plantas no defoliadas.

2.4.3 Componentes morfológicos y fisiológicos que explican la recuperación post-defoliación

En general, en las gramíneas el crecimiento inicial post-defoliación está sostenido principalmente por la asimilación de carbono provista por el área foliar remanente (Schnyder y de Visser 1999, Lattanzi *et al.* 2005) y luego adquiere importancia el área foliar nueva como fuente de energía para el crecimiento. En este sentido, durante los primeros días de recuperación post-defoliación *Paspalum dilatatum* presentó mayores valores de la TAN (Figura 2.9) para todas las situaciones de disponibilidad de recursos evaluadas. Luego la TAN disminuye hasta alcanzar los valores de la plantas no defoliadas. Un poco más lento y más tarde presentó aumentos de los componentes morfológicos de la TCR (AFR, flam y AFE, Figura 2.6); respuestas que ya habían sido descritas para *Themeda triandra* por Oosterheld y McNaughton (1988). La rápida generación de un nuevo canopeo luego de la defoliación es una característica crítica en la recuperación post-defoliación porque permite a las plantas restablecer rápidamente un balance positivo de carbono. Sin embargo, cuando uno compara la recuperación post-defoliación de los componentes del crecimiento según la disponibilidad de recursos, pareciera que cada uno de ellos tiene un tiempo de ajuste al ambiente diferente.

Una distinta disponibilidad de recursos durante el período post-defoliación determinó no sólo la magnitud de recuperación del área foliar, sino también la tasa a la que ocurrió dicho proceso. El aumento del AFR en condiciones de riego y fertilización (Figura 2.6) se puede explicar por varios mecanismos: en primer lugar mediante altas tasas de elongación foliar, permitidas por una buena provisión de agua y nutrientes, y por la generación de hojas más livianas y/o menos densas (alta AFE), en segundo lugar por una mayor asignación a biomasa aérea (aumento de la relación BA:BS de 0,5 al inicio del experimento a 1,5 al final del mismo, Figura 2.7); y por último, como consecuencia del aumento del número potencial de hojas dado por el aumento en el número de macollos (Figura 2.8). En este sentido, van Staalduinen *et al.* (2010) observaron que tanto las plantas defoliadas con alto como bajo nivel de fertilización

aumentaron la flam y el AFE con respecto a las plantas no defoliadas, y de la misma manera que en nuestro estudio, dichos niveles no fueron suficientes para alcanzar la compensación en biomasa.

Bajo condiciones de inundación, el restablecimiento del área foliar se explica por un rápido aumento de la relación lámina:vaina (Figura 2.7), un aumento de la relación BA:BS en el tiempo (aunque sin alcanzar los valores de las plantas no defoliadas); pero principalmente debido a la mayor TAN observada durante todo el período de recuperación post-defoliación (Figura 2.9). Aumentos compensatorios de variables fisiológicas ya han sido descritos en esta especie como consecuencia de la inundación (Insausti *et al.* 2001). Por su parte, la defoliación en sequía determina un restablecimiento tardío del AFR que se corresponde con una muy baja flam que nunca alcanza los valores de las plantas control durante el período post-defoliación considerado (Figura 2.6). Nuevamente, uno de los mecanismos que podría explicar dicha menor área foliar y flam es la generación de hojas más chicas debido a una menor tasa de elongación foliar y un menor tamaño final de las células que componen las hojas como consecuencia de crecer en condiciones de sequía (Durand *et al.* 1995) y una muy baja asignación de carbono a la biomasa aérea ($BA:BS=0,5$, Figura 2.7). Simultáneamente, el mantenimiento de una baja relación BA:BS y un bajo área foliar redujo la superficie transpiratoria y probablemente la pérdida de agua de *Paspalum dilatatum* sin afectar de manera marcada el intercambio de carbono. Durante el transcurso del tiempo de recuperación se observaron mayores valores de la TAN durante los primeros 15 días, explicados en parte por un aumento de la fotosíntesis en relación a las plantas no defoliadas (Figura 2.9). Luego, a pesar de que la tasa de fotosíntesis se mantuvo más alta que en las plantas no defoliadas, esta no se tradujo en aumentos de la TAN debido probablemente de una caída equivalente en la intercepción de radiación por unidad de área foliar cuando aumenta el área foliar.

A modo de cierre de este capítulo, se puede concluir que *Paspalum dilatatum* es una especie tolerante a la herbivoría y que manifiesta plasticidad en dicha respuesta según los cambios en la disponibilidad de recursos del ambiente. Considerando los tres modelos propuestos, el modelo CCH no explica la respuesta de tolerancia a la herbivoría de *P. dilatatum* y el modelo GRM explica sólo bajo condiciones de sequía la tolerancia a la herbivoría. Sin embargo, el modelo LRM es una alternativa muy interesante para explicar y caracterizar la tolerancia a la herbivoría, ya que explica el grado de tolerancia bajo distintas situaciones de disponibilidad de nutrientes y bajos situaciones de sequía. Para el caso de plantas creciendo en situaciones de inundación, se deberían incorporar nuevas preguntas a la clave dicotómica que permitan incluir alternativas de niveles de intensidad y duración de inundación; es decir variación en la disponibilidad/accesibilidad de recursos focales y alternativos, que permitan describir y/o explicar las respuestas de tolerancia a la herbivoría.

Por su parte, el grado de compensación en términos de producción de biomasa varió según la disponibilidad de recursos, observándose compensación parcial en situaciones de riego y fertilización y riego; y compensación completa en situaciones de inundación y sequía. El aumento de la TCR estuvo explicado tanto por el componente morfológico como por el fisiológico, pero su contribución relativa fue distinta según la disponibilidad de recursos y el tiempo post-defoliación considerado. Entonces, se acepta la hipótesis 1.1 dado que la disponibilidad de recursos fue importante a la hora de definir la compensación en biomasa. También se acepta la hipótesis 1.2 dado que

dicha compensación en biomasa estuvo explicada principalmente por respuestas morfológicas (restablecimiento del área foliar) en las situaciones con mayor disponibilidad de recursos (riego y riego y fertilización) y por respuestas fisiológicas (asimilación de carbono) en las situaciones de mayor estrés, ya sea por inundación o sequía. Es decir, que los ajustes fisiológicos fueron más importantes cuando las limitantes fueron hídricas y los ajustes morfológicos cuando lo fue la disponibilidad de nutrientes. Y por último se acepta la hipótesis 1.3 dado que la importancia relativa de los componentes morfológicos fue mayor a mayor tiempo de recuperación post-defoliación transcurrido.

CAPITULO III

VARIACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AEREA DE PASTIZALES DEBIDO A LA DEFOLIACION Y A LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

3.1 INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas pastoriles es de gran relevancia a la hora de definir las estrategias de manejo de los sistemas ganaderos. En este sentido, conocer la productividad primaria neta aérea (PPNA) de pastizales junto con su variabilidad espacial y temporal es importante debido no sólo a que es una medida integradora de los procesos ecosistémicos (McNaughton *et al.* 1989), sino también porque es una herramienta fundamental para el manejo eficiente de los sistemas ganaderos ya que es una de las principales variables que determinan la producción secundaria.

A escala de pastizal, las variaciones de la PPNA de las comunidades que lo componen se explican en general por propiedades edáficas que determinan la disponibilidad de agua y nutrientes en el perfil del suelo (Oosterheld *et al.* 1999, Posse *et al.* 2005). Las sequías disminuyen la PPNA y la riqueza de especies del pastizal (Tilman y El Haddi 1992), mientras que una mayor disponibilidad de nutrientes no sólo aumenta la PPNA (Bélanger *et al.* 1992, Turner *et al.* 1997, Hamilton III *et al.* 1998), sino también la calidad de la biomasa disponible para los herbívoros, debido a un mayor porcentaje de tejido verde en pie (Hamilton III *et al.* 1998).

Uno de los modelos más difundidos para estimar la PPNA es el modelo ecofisiológico de Monteith (1972), en el que la PPNA se calcula como el producto entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el canopy (RFAA) y la eficiencia con que dicha radiación es convertida en biomasa aérea (EURa). A su vez, la RFAA se calcula como el producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) y la fracción de radiación que es absorbida por el canopy (fRFAA). Al considerar el modelo de Monteith, cambios de la PPNA en respuesta al ambiente se explicarían por cambios en uno o en sus dos componentes. Aún no está claro que ocurre con los componentes de la PPNA de un pastizal cuando se modifica la disponibilidad hídrica y nutricional del ambiente; si las variaciones de la PPNA se explican por cambios de la RFAA, la EURa o ambos, ni cuál de ambos componentes explica los cambios de la PPNA ocurridos bajo dichas condiciones luego de un evento de defoliación.

En este sentido, en cultivos se ha observado que una menor PPNA en situaciones de sequía puede ser explicada inicialmente por una reducción inmediata de la EURa y la expansión foliar y posteriormente por un aumento en la tasa de senescencia foliar del canopy, que determina una menor área foliar verde y en consecuencia una menor absorción de radiación (Jones *et al.* 1986). El aumento de la PPNA en respuesta a la fertilización nitrogenada (Bélanger *et al.* 1992, Turner *et al.* 1997, Hamilton III *et al.* 1998) está explicado principalmente por un desarrollo más rápido del área foliar y una mayor intercepción de radiación incidente, más que por un efecto del N sobre la capacidad fotosintética del canopy (Gastal y Bélanger 1993, Bélanger *et al.* 1994). Sin embargo, hay resultados que muestran reducciones de la EUR en cultivos agrícolas asociadas a una disminución en el nitrógeno foliar (Turner *et al.* 2003). Por su parte, la fRFAA de pastizales es variable a lo largo del año, no sólo por la estacionalidad de crecimiento de las especies que lo componen o por cambios en la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes); sino también por el efecto de la defoliación que ejercen los animales en pastoreo. Dicha defoliación determina cambios importantes de la fRFAA dados por el manejo de la intensidad y frecuencia de defoliación. En cambio, la variación de la EURa de pastizales no es tan marcada; varía estacionalmente y con las condiciones climáticas, en particular en lo que respecta a temperatura (Piñeiro *et al.* 2006a), disponibilidad hídrica (Turner *et al.* 2003, Piñeiro *et al.* 2006a) y de nutrientes (Piñeiro *et al.* 2006a) pero, hasta el momento, no hay estudios que evidencien cómo

varía la contribución relativa de la RFAA y la EURa a la PPNA cuando hay cambios en la disponibilidad hídrica y/o nutricional.

Existe evidencia sobre la variabilidad espacial de la EUR explicada por el tipo de vegetación (Gower *et al.* 1999, Turner *et al.* 2003, Piñeiro *et al.* 2006a) y a su vez, variabilidad temporal en los distintos tipos de vegetación (Nouvellon *et al.* 2000, Piñeiro *et al.* 2006a). Sin embargo, debido al comportamiento conservativo de la EUR, en general, las variaciones espaciales y temporales en la PPNA están explicadas mayoritariamente por variaciones en la RFAA (Field *et al.* 1995, Grigera *et al.* 2007) que pueden llegar a ser hasta cinco veces mayores que variaciones en la EUR (Field *et al.* 1995). Si las variaciones de la EURa están acopladas temporalmente con las variaciones de la interceptación de radiación y la RFA incidente, modelos de regresión simple que relacionen el IVN con la PPNA son suficientes para estimar las variaciones temporales de la PPNA. Pero, en pastizales, ese acople entre la EURa, RFA incidente y fRFAA puede no ocurrir, y en ese caso es necesario el uso de modelos más complejos para explicar las variaciones de la PPNA, donde el conocimiento de la EURa es clave y nos permite mejorar la habilidad para describir las variaciones temporales de la PPNA (Piñeiro *et al.* 2006a). En este sentido es importante destacar además que la variabilidad de la EUR aumenta en escalas temporales más finas (Medlyn 1998), por ejemplo -en términos prácticos- si se acortan los intervalos experimentales de muestreo. Por su parte, el uso ganadero de estos pastizales le suma complejidad a los procesos. Existen evidencias de que el pastoreo ocasiona aumentos de la PPNA de pastizales (Frank y McNaughton 1993) y cambia la estructura del canopy al concentrar la biomasa en los estratos inferiores (McNaughton 1984, Sala *et al.* 1986). Estos cambios modificarían la interceptación y transmisión de radiación dentro del canopy, y, como consecuencia, la PPNA. Entonces, se ha estudiado como varía la PPNA en respuesta a la disponibilidad de recursos, como varía en respuesta a la defoliación y los efectos de la disponibilidad de recursos sobre la absorción y eficiencia de uso de la radiación; sin embargo no se ha explorado el efecto conjunto de la disponibilidad de recursos y la defoliación sobre la PPNA y sus componentes y menos aún cuál es la dinámica temporal de la RFAA y la EURa durante el rebrote. Es por ello que surge como importante conocer las respuestas de la PPNA de pastizales y en particular de sus componentes (RFAA y EURa) ante cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes y su interacción con el pastoreo para planificar un manejo eficiente del recurso.

3.1.1 Objetivos e hipótesis

En este capítulo se pretende en primer lugar profundizar el conocimiento de los mecanismos involucrados en las variaciones de la magnitud y dinámica temporal de la PPNA, fRFAA y la EURa debido a la defoliación y su interacción con la disponibilidad de recursos y, en segundo lugar, analizar la variación temporal (estacional y semanal) de la fRFAA y EURa del pastizal bajo dichas condiciones.

Objetivo:

2) Investigar los efectos de la interacción entre la defoliación y la disponibilidad de recursos sobre la magnitud y dinámica temporal de la PPNA y sus componentes (fRFAA y EURa) que explican la recuperación post-defoliación del canopy en pastizales naturales.

Hipótesis:

2.1) Una mayor disponibilidad de recursos determina una mayor PPNA y biomasa del canopeo de pastizal al final del período de rebrote. En respuesta a la defoliación se produce una compensación en la PPNA, cuya magnitud depende del tiempo de recuperación considerado.

2.2) La defoliación y la disponibilidad de recursos determinan distintas fRFAA y EURa, generando un gradiente de ambas de acuerdo a la disponibilidad de recursos. Ambas variables son menores en condiciones de sequía, intermedias en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes y riego y mayores en condiciones de riego y fertilización. A su vez, la defoliación tiene un efecto moderador del efecto negativo del estrés ambiental sobre la EURa.

2.3) Los canopeos defoliados fertilizados y regados y sólo regados alcanzan los valores de fRFAA de los canopeos no defoliados durante el período post-defoliación evaluado. En cambio los canopeos defoliados bajo sequía no restablecen los valores de fRFAA durante el período de rebrote.

2.4) La EURa aumenta en respuesta a la defoliación durante las primeras semanas después de dicho evento independientemente de la disponibilidad hídrica y de nutrientes.

2.5) La EURa disminuye una vez transcurridas las primeras semanas posteriores al evento de defoliación durante el tiempo de rebrote evaluado. Dicha caída de la EURa es la misma para las situaciones de disponibilidad hídrica y de nutrientes abordada.

3.2 MATERIALES Y METODOS

3.2.1 Sitio de estudio

Para responder a dicho objetivo, se llevó a cabo una secuencia de dos experimentos a campo en un stand correspondiente a la comunidad B, definida fitosociológicamente como de *Piptochaetium montevidensis*, *Ambrosia tenuifolia*, *Eclipta bellidioides* y *Mentha pulegium* (Burkart *et al.* 1990) de un pastizal ubicado en el Establecimiento “El Bagual” (35° 21’ 37.14” S y 57° 55’ 39.27” O), Ferrari, Partido de Magdalena (Buenos Aires, Argentina). Como se mencionara en el capítulo II de esta tesis, la comunidad B presenta inundaciones y sequías frecuentes (a fines de invierno y verano respectivamente), baja disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y fósforo y ha estado sometida a pastoreo desde hace cientos de años (Soriano 1991). Dichas características permiten que la comunidad mencionada sea propicia para el estudio de la recuperación post-defoliación del canopeo bajo distintas condiciones de disponibilidad de recursos (hídricos y de nutrientes), debido a que las especies que conforman la comunidad están adaptadas a dichas condiciones. El estudio se realizó en dos momentos claves del crecimiento de dichos pastizales: el otoño y la primavera-verano.

Para el experimento de otoño, se instaló una clausura de 0,5 has el 22/09/2010. El objetivo de la clausura fue evitar el pastoreo del ganado en el sitio experimental. Dentro de la clausura se seleccionaron 15 parcelas de una superficie de 6 m², lo más homogéneas posibles en cuanto a su composición florística y cobertura, evitando los sectores más anegables y/o alcalinos. Las parcelas fueron cortadas a comienzos de la

primavera precedente para homogeneizar la altura del canopeo y nuevamente el 11/02/2011, a 15 cm de altura, previo al inicio del experimento de otoño que fue el 16/03/2011. De la misma manera, para el experimento de primavera-verano, se realizó una clausura contigua a la de otoño (0,5 has más). Nuevamente se seleccionaron 15 parcelas homogéneas de 6 m² de superficie que reunieran las mismas características de las parcelas de otoño en cuanto a homogeneidad de composición florística y cobertura. Dichas parcelas fueron cortadas el 11/08/2011 para homogeneizar la altura del canopeo y fueron cortadas nuevamente al mes siguiente previo al inicio del experimento.

3.2.2 Diseño experimental

Cada uno de los experimentos (otoño y primavera-verano) contó con un total de 15 parcelas y 5 repeticiones por tratamiento. Se realizaron con un diseño de parcelas subdivididas en bloques completos al azar, en donde cada bloque estuvo conformado por tres parcelas principales. El bloqueo se realizó debido a una leve diferencia de pendiente. En cada parcela principal se asignaron al azar tres tratamientos de disponibilidad de recursos: riego y fertilización con nitrógeno y fósforo (RyF), riego (R) y sequía (S) (Figura 3.1).

A su vez, cada parcela principal fue dividida en dos subparcelas a las que se le asignó el tratamiento defoliación con sus dos niveles: no defoliado (ND) y defoliado (D) (Figura 3.2). Y por último, cada una de las subparcelas fue dividida en sub-subparcelas a las que se les asignó al azar los distintos niveles del tratamiento tiempo de recuperación (cosechas sucesivas en el tiempo, con escala semanal o quincenal según corresponda). De esta manera, cada una de las parcelas experimentales estuvo determinada por un tratamiento de recursos y dentro de la misma los tratamientos de defoliación y tiempo de recuperación (Figura 3.3).

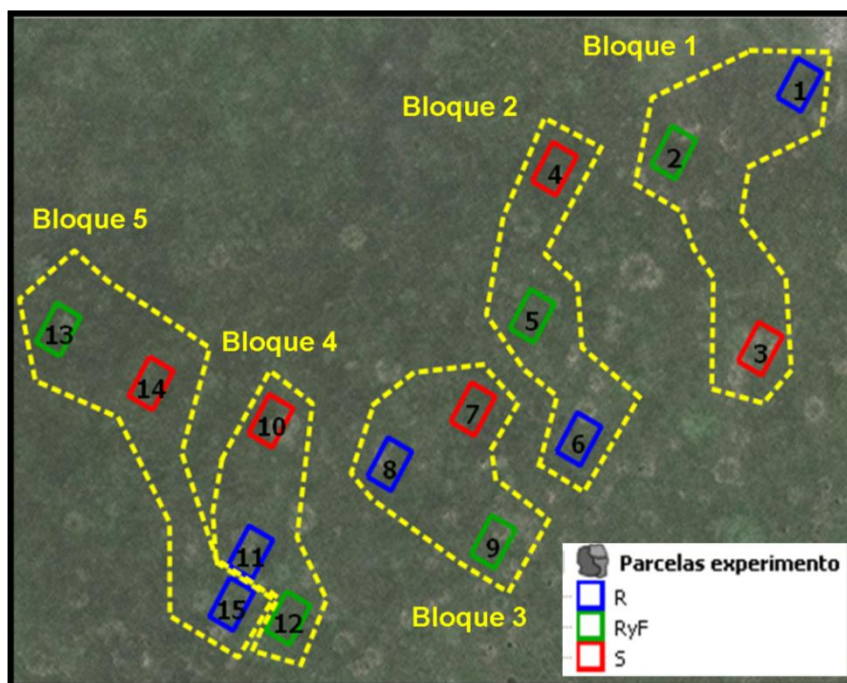


Figura 3.1: Mapa de distribución de parcelas de otoño en la clausura. Bloques (líneas punteadas amarillas, 1-5) y parcelas (1-15) según tratamiento de disponibilidad de recursos: riego y fertilización (RyF, línea llena verde), riego (R, línea llena azul) y sequía (S, línea llena roja).



Figura 3.2: Parcela experimental. Se observa la línea de riego (tres aspersores), que divide la subparcela defoliada (derecha) de la no defoliada (izquierda). Más atrás se observan el resto de las parcelas y los techos utilizados para interceptar el agua en los tratamientos de sequía (que están al lado de su correspondiente parcela).

3.2.3 Aplicación de tratamientos

Los tratamientos de disponibilidad de recursos fueron: *i*) riego y fertilización con nitrógeno y fósforo, *ii*) riego y *iii*) sequía (sin riego, ni precipitaciones); los de defoliación: *i*) no defoliado y *ii*) defoliado y los niveles de tiempo fueron cosechas semanales los días 0 (16/03/2011), 7 (24/03/2011), 14 (30/03/2011), 21 (06/04/2011), 28 (13/04/2011), 42 (27/04/2011) y 57 (12/05/2011) en otoño (un total de 7 cosechas); y los días 0 (23/11/2011), 7 (30/11/2011), 15 (08/12/2011), 25 (18/12/2011), 35 (28/12/2011), 48 (10/01/2012) en primavera-verano (6 cosechas). El tratamiento de defoliación se realizó al inicio del experimento, utilizando una motobordeadora y cortando a una altura de 7 cm aproximadamente, lo que se corresponde con una defoliación intensa dado que se removió el 80-90% de las láminas.

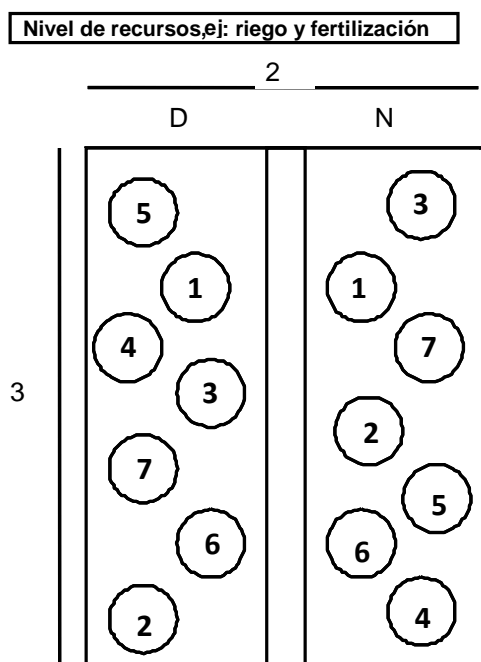


Figura 3.3: Esquema de una parcela. Cada parcela pertenece a un tratamiento de disponibilidad de recursos y está subdividida en dos grandes subparcelas determinadas por el nivel de defoliación (ND: no defoliado, D: defoliado). A su vez, en cada subparcela los círculos representan las cosechas en el tiempo (sub-subparcelas) distribuidas al azar desde el inicio del experimento.

El tratamiento de riego se aplicó mediante un sistema de riego por aspersión, con el objetivo de mantener el contenido hídrico del suelo de los primeros 20 cm de profundidad cercano a capacidad de campo. El tratamiento de sequía se llevó a cabo utilizando techos móviles, de policarbonato translúcido, que se colocaron para interceptar el agua de las precipitaciones cada vez que llovió y se retiraron una vez terminado el evento de precipitación; de esta manera, las parcelas de sequía no recibieron agua durante el transcurso de los experimentos. Se midió el contenido hídrico gravimétrico semanalmente para controlar si el suelo se mantenía cercano a capacidad de campo en las parcelas regadas y por debajo en las parcelas bajo sequía. El contenido hídrico gravimétrico promedio de los tratamientos bajo riego fue de $38 \pm 7\%$ y de $41 \pm 5\%$ mientras que bajo sequía fue de $22 \pm 5\%$ y de $28 \pm 4\%$; para otoño y primavera-verano respectivamente. Los tratamientos regados presentaron porcentajes de contenido hídrico gravimétrico a capacidad de campo similares a los observados por Lavado y Taboada (1988) de 38,16% para suelos de esta misma comunidad vegetal de la Pampa Deprimida.

El tratamiento de fertilización nitrogenada y fosforada se realizó al inicio del experimento con una dosis de 200 kg N/ha en forma de urea y 66 kg P/ha en forma de súper fosfato triple. Las dosis de nitrógeno y fósforo aplicadas se basaron en que a partir de las mismas no se observa respuesta en productividad de pastizales a cada uno de dichos nutrientes (Fernández Grecco *et al.* 1995, Rodríguez *et al.* 2007). De esta manera, nos aseguramos que el crecimiento del canopeo no se encuentre limitado por nitrógeno (Fernández Grecco *et al.* 1995) y fósforo (Rodríguez *et al.* 2007) durante el transcurso del experimento. El tamaño de las parcelas (tratamiento de disponibilidad de recursos) fue de 6 m^2 y estuvo determinado por el tamaño de los techos del tratamiento sequía (3 m de largo y 2 m de ancho); las subparcelas (tratamiento de defoliación) fueron de 3 m^2 (3 m de largo y 1 m de ancho) determinando que una mitad de la parcela estuviera no defoliada y la otra defoliada. Las sub-subparcelas (tratamiento de tiempo) fueron de aproximadamente $0,07 \text{ m}^2$, superficie que se corresponde con un marco de 30 cm de diámetro. La duración del experimento fue de alrededor de 60 días y se llevó a cabo en otoño de 2011 y primavera-verano de 2011-2012. En otoño la radiación fotosintéticamente activa incidente acumulada fue de 385 MJ.m^{-2} ; lo que da un promedio de $6,76 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, mientras que en primavera-verano fue de 630 MJ.m^{-2} , lo que da un promedio de $13,1 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. Para cada estación del año se utilizó la misma clausura pero distintas parcelas.

3.2.4 Cálculo de la producción primaria neta aérea (PPNA)

La biomasa fue cosechada en cuatro estratos de altura: 0-7 cm (cosecha a ras del suelo), 7-15 cm, 15-25 cm y >25 cm; y posteriormente fue separada en cuatro categorías: biomasa verde de gramíneas, biomasa verde de leguminosas, biomasa verde de otras dicotiledóneas y biomasa seca (seco en pie y broza). Una vez separados las categorías, se secaron en estufa a 70°C por 48 hs y posteriormente se pesaron. De esta manera se obtuvo el peso seco para cada estrato de cada subparcela y en cada fecha de cosecha. Se sumó la biomasa de verde de cada categoría (gramíneas, leguminosas y otras dicotiledóneas) por estrato y por subparcela y con esta información se calculó la PPNA expresada en $\text{kg MS/m}^2.\text{d}$ como la pendiente entre la biomasa verde acumulada y el tiempo post-defoliación para cada combinación de tratamiento de defoliación y disponibilidad de recursos y para cada estación de crecimiento evaluada. La pendiente se calculó para el período durante el cual la acumulación de biomasa verde fue positiva, hasta el 13/04/2011 para otoño mediante una regresión bilineal y hasta el 10/01/2012 para primavera-verano mediante una regresión lineal simple.

3.2.5 Estimación de fRFAA

Para la estimación de la fRFAA se utilizó el índice verde (IVN), un índice espectral ampliamente utilizado para tal fin (Baret y Guyot 1991, Sellers *et al.* 1992, Gamon *et al.* 1995, Asner 1998, Gower *et al.* 1999). Se realizaron mediciones de intercepción de radiación e IVN alrededor del mediodía (entre las 11 y las 14 hs), en todas las subparcelas, para cada fecha y en ambas estaciones de crecimiento. El IVN se calculó a partir de la reflectancia del canopy obtenida con un espectroradiómetro (FieldSpec® Pro FR Analytical Spectral Devices Inc., Boulder, Co, EEUU), como la diferencia normalizada entre la reflectancia de las longitudes de onda correspondientes al rojo y al infrarrojo cercano (Tucker 1979, Huete *et al.* 2002) para cada subparcela:

$$IVN = \frac{Ref.rojo - Ref.infrarojo\ cerc.}{Ref.rojo + Ref.infrarojo\ cerc.}$$

La fracción de radiación absorbida por el canopy (fRFAA), se calculó a partir de la relación no lineal planteada por Grigera *et al.* (2007) para cada una de las subparcelas y fechas. En el trabajo de Grigera *et al.* (2007) la parametrización de la relación entre IVN y fRFAA consideró que la absorción cero (fRFAA = 0) se correspondió con los valores de IVN de suelo desnudo y/o rastrojos y que el valor máximo de fRFAA (fRFAA = 0,95) se correspondió con los valores de IVN con gran cantidad de biomasa verde (pasturas sembradas con índice de área foliar > 3 y cultivos de trigo durante antesis). A partir de dicha parametrización obtuvieron la siguiente ecuación:

$$fRFAA = \min \left[\frac{RS}{RS_{min} - RS_{min}} - \frac{RS_{min}}{RS_{max} - RS_{min}}, 0,95 \right]$$

Dónde:

RS: es el índice de relación simple de IVN, que se calcula como $RS = (1+IVN)/(1-IVN)$

RSmax = 11,62

RSmin = 1,55

3.2.6 Estimación de la EURa

La EUR se calculó en todos los casos como el cociente entre la PPNA y la RFAA durante el período evaluado. Para ello, en primer lugar, se estimó la RFAA por el canopy como el producto entre la RFA incidente y la fRFAA. La RFA incidente se obtuvo de una estación meteorológica (Vantage PRO2, DAVIS, Hayward, California, EEUU) instalada dentro de la clausura. Como se mencionara anteriormente, la fRFAA se calculó a partir de los valores medidos de IVN. Se estimaron valores de EURa promedio por estación de crecimiento para cada combinación de disponibilidad de recursos y nivel de defoliación; y valores de EURa para cada subperíodo evaluado. De esta manera se obtuvo la dinámica estacional de la EURa.

3.2.7 Análisis estadísticos

Las variables PPNA, fRFAA y EURa promedio de cada estación de crecimiento fueron analizadas estadísticamente mediante ANVAs, teniendo en cuenta un diseño de parcelas divididas en bloques completos al azar, con la disponibilidad de recursos como parcela principal y la defoliación como subparcela. Las tres variables analizadas cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. En el caso de la PPNA, se hizo un ANVA de las pendientes. La dinámica temporal post-defoliación de las variables fRFAA y EURa sumó un factor más de división de parcelas; realizando

ANVAs para un diseño en bloques completos al azar de parcelas subdivididas. Nuevamente la parcela principal fue la disponibilidad de recursos, la subparcela el tratamiento de defoliación y las sub-subparcelas el tiempo post-defoliación (fechas de cosechas). La fRFAA cumplió con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas; mientras que la EURa sólo cumplió el supuesto de normalidad; por lo que la variable fue transformada al logaritmo natural más uno para que cumpla el supuesto de homogeneidad de varianzas. La variable fRFAA presentó interacción triple por lo que se realizaron contrastes ortogonales, según tratamiento de disponibilidad de recursos, contrastando los niveles de defoliación en el tiempo para cada caso.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 PPNA, fRFAA y EURa promedio

En otoño y en primavera-verano la PPNA fue afectada significativamente por la disponibilidad de recursos y la defoliación (según estación de crecimiento) pero no se observó una interacción significativa entre ambos factores. En ambas estaciones de crecimiento el pastizal presentó un gradiente de PPNA en respuesta a la disponibilidad de recursos. En otoño, el gradiente de PPNA fue desde canopeos fertilizados y regados, luego regados y por último bajo sequía (Figura 3.4: A, B, C; $p=0,0017$); presentando durante los primeros 28 días valores promedio extremos de 12,5; 7,0 y 1,6 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ respectivamente. En primavera-verano el gradiente de PPNA promedio fue desde 6,7 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ para canopeos regados y fertilizados, 3,6 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ para regados y 1,7 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ para canopeos bajo sequía (Figura 3.4: D, E, F; $p<0,0001$) para un período de 48 días. Por su parte, la defoliación sólo tuvo efecto significativo sobre la PPNA en otoño (Figura 3.4: A, B, C; $p=0,05$) y presentó valores de 8,6 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ para canopeos no defoliados y de 5,5 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ para defoliados, respectivamente.

Posteriormente, se evaluó el efecto de la interacción de disponibilidad de recursos y defoliación sobre la fRFAA promedio y la EURa promedio para cada estación de crecimiento y período considerado para el cálculo de la PPNA. Los resultados muestran que no se observó un efecto de interacción significativo entre la disponibilidad de recursos y la defoliación sobre ninguno de sus componentes para ninguna de las estaciones de crecimiento evaluadas ($p>0,05$, Figura 3.5). Sí se observaron respuestas significativas a la disponibilidad de recursos pero a la defoliación solo en una estación de crecimiento.

La disponibilidad de recursos tuvo el mismo tipo de efecto sobre la fRFAA en ambas estaciones de crecimiento; mientras que la defoliación sólo tuvo efecto en otoño. La fRFAA promedio fue mayor en canopeos fertilizados y regados que en canopeos regados y estos últimos más que en canopeos bajo sequía (Figura 3.5: A y C); es decir que la fRFAA fue mayor a mayor disponibilidad de recursos. Por su parte los canopeos defoliados presentaron menor fRFAA promedio en otoño (Figura 3.5: A; $p=0,0002$) pero igual fRFAA que los canopeos no defoliados en primavera-verano (Figura 3.5: C; $p=0,07$). En otoño los valores de fRFAA fueron de 0,60; 0,47 y 0,33 para canopeos fertilizados y regados, regados y bajo sequía respectivamente. En primavera-verano la fRFAA fue menor, alcanzando valores promedio de 0,40; 0,32 y 0,17 para los mismos tratamientos. A su vez, la defoliación redujo la fRFAA promedio de 0,54 a 0,40 (Figura 3.5 A) en otoño.

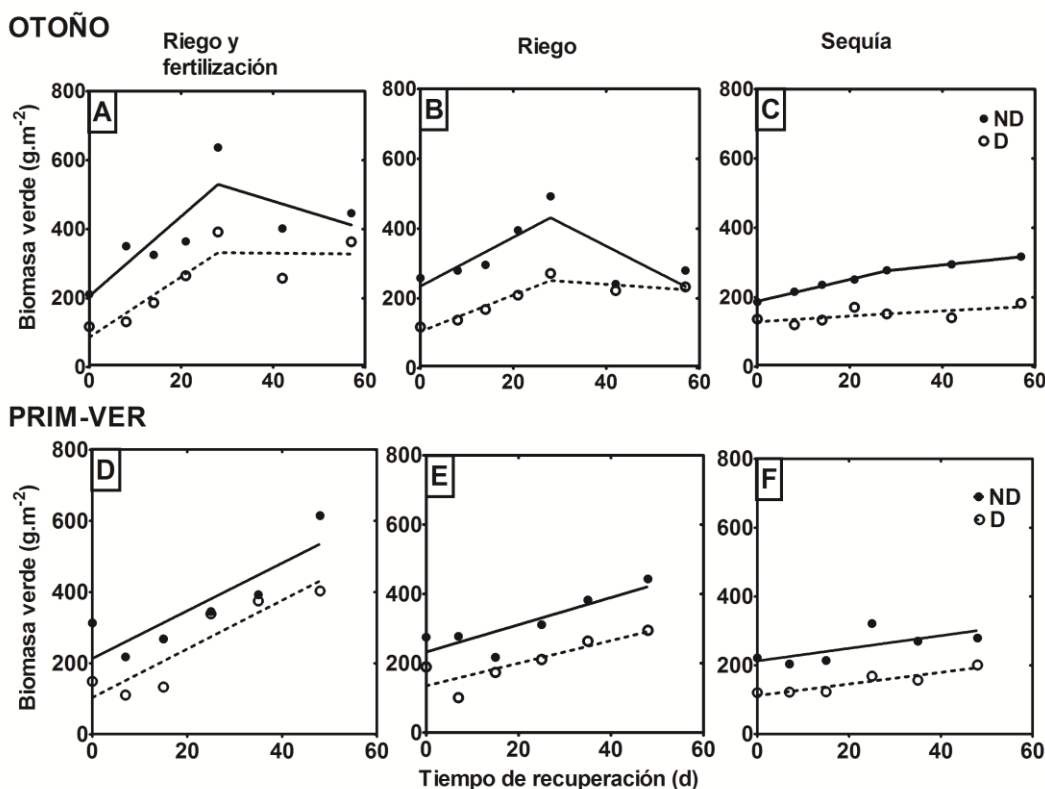


Figura 3.4: Biomasa verde (gMS.m^{-2}) del pastizal en función del tiempo de recuperación (días) para los tratamientos de riego y fertilización (A,D), riego (B,E) y sequía (C,F); tanto para canopeos no defoliados (ND, círculos llenos) y defoliados (D, círculos vacíos); correspondientes al período de rebrote de otoño (A,B,C) y primavera-verano (D,E,F). La defoliación se realizó en el tiempo cero, a 7 cm de altura. Las líneas representan una regresión bilineal para otoño, con 28 días como punto de quiebre (A, B, C) y una regresión lineal para primavera-verano (D, E, F). La pendiente de las regresiones representa la PPNA ($\text{gMS.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$).

En otoño, y para el período de 28 días posterior al inicio de los tratamientos, la disponibilidad de recursos afectó significativamente la EURa promedio, observándose valores de 2,2; 1,3 y 0,8 g.MJ^{-1} para canopeos fertilizados y regados, regados y bajo sequía respectivamente (Figura 3.5: B; $p=0,011$), pero las diferencias sólo fueron significativas entre canopeos fertilizados y bajo sequía. En cambio, en primavera-verano, y para un período de 48 días, las EURa fueron menores, observándose valores de 1,30; 0,85 y 0,90 (Figura 3.5: D) para los mismos tratamientos de recursos; pero no se observaron diferencias significativas debido a los tratamientos. La defoliación no tuvo efecto sobre la EURa en ninguna de las dos estaciones de crecimiento. Al considerar los valores de EURa promedio de otoño para un período de 57 días, en conjunto con los de primavera-verano, nuevamente se observaron diferencias significativas debido a la disponibilidad de recursos, registrándose valores de EURa promedio de 0,9; 0,5 y 0,6 g.MJ^{-1} para los canopeos fertilizados y regados, solamente regados y bajo sequía respectivamente para ambas estaciones de crecimiento. Sin embargo, sólo fueron significativas las diferencias debido a la fertilización ($p=0,0023$).

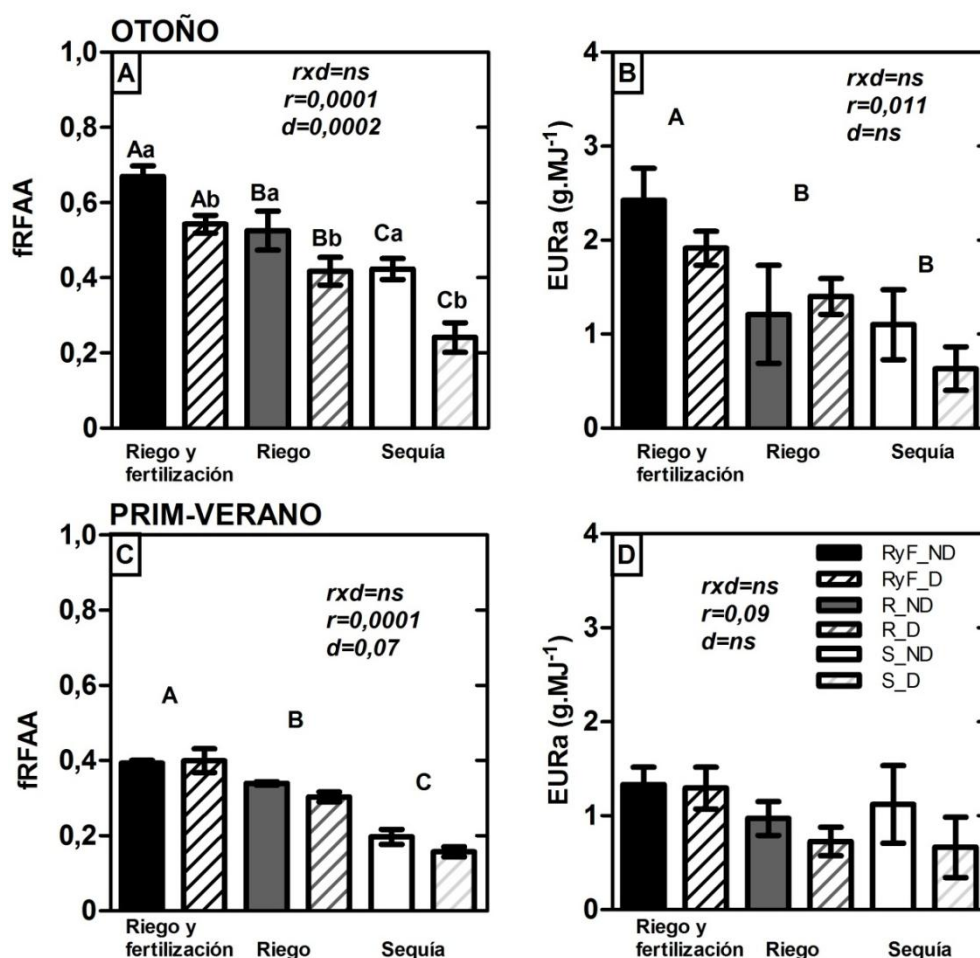


Figura 3.5: fRFAA (A,C) y EURa (g.MJ⁻¹) (B,D) promedio de otoño (A,B) y de primavera-verano (C,D) para canopeos no defoliados (columnas llenas) y defoliados (columnas rayadas) bajo condiciones de riego y fertilización (columnas negras y rayadas en negro), riego (columnas grises y rayadas en gris oscuro) y sequía (columnas blancas y rayadas en gris claro). Las barras de error muestran el error estándar. Letras distintas muestran diferencias significativas ($p<0,05$). En caso de interacción (rx_d) no significativa, letras mayúsculas indican diferencias significativas entre niveles de disponibilidad de recursos (r) y letras minúsculas entre niveles de defoliación (d).

3.2.2 Dinámica post-defoliación de la fRFAA y la EURa

La defoliación inicial redujo la fRFAA de 0,38 a alrededor de 0,20 en todas las situaciones de disponibilidad de recursos, tanto en otoño como en primavera-verano (Figura 3.6). En otoño, los canopeos fertilizados y regados alcanzaron valores de fRFAA de 0,80 y 0,95 (Figura 3.6: A); los canopeos sólo regados de 0,60 y 0,70 (Figura 3.6: B) y bajo sequía de 0,50 y 0,30 (Figura 3.6: C) para canopeos no defoliados y defoliados respectivamente. En situaciones de fertilización y riego y sólo riego, los canopeos defoliados alcanzaron los valores de fRFAA de los canopeos no defoliados. En cambio, bajo sequía los canopeos no defoliados aumentaron la fRFAA hasta 0,50, mientras que los canopeos defoliados mantuvieron los valores de fRFAA un poco más altos que los valores iniciales pero nunca alcanzaron los valores de los no defoliados (Figura 3.6 C). Por su parte, en primavera-verano, en el caso del tratamiento de riego y fertilización, no se observó efecto de la interacción entre la defoliación y el tiempo de

recuperación sobre la $fRFAA$ y sólo se observaron diferencias debido al tiempo de recuperación post-defoliación. La diferencia inicial en la $fRFAA$ debida a la defoliación se diluye a los 15 días debido al aumento de la $fRFAA$ de los canopeos defoliados y ambos canopeos presentan similares valores de $fRFAA$ durante los días subsiguientes (Figura 3.6: D). En cambio, en los canopeos bajo riego sí se observan diferencias debido a la interacción defoliación y tiempo de recuperación post-defoliación. En este caso, los canopeos alcanzan iguales valores de $fRFAA$ pero no sólo por un aumento de la $fRFAA$ post-defoliación; sino también como consecuencia de una tendencia a la reducción de la $fRFAA$ de los canopeos no defoliados (Figura 3.6: E). Los canopeos defoliados bajo sequía presentaron menores valores de $fRFAA$ que los canopeos no defoliados al inicio y luego ambos disminuyeron la $fRFAA$ hasta valores de 0,15 (Figura 3.6: F).

La dinámica post-defoliación de la $fRFAA$ fue diferente según la disponibilidad de recursos y el nivel de defoliación, tanto para el rebrote de otoño como el de primavera-verano (Figura 3.6). En otoño, el efecto de la interacción entre defoliación y tiempo post-defoliación fue significativo bajo condiciones de fertilización y riego y de sólo riego; pero no bajo condiciones de sequía; dónde fueron significativos los efectos de cada factor por separado (Figura 3.6).

En otoño, el restablecimiento de la $fRFAA$ de los canopeos defoliados ocurrió a los 21 días en situaciones de fertilización y riego y sólo riego (Figura 3.6: A y B) y nunca en sequía (Figura 3.6: C). Este restablecimiento ocurrió como consecuencia de un aumento en los canopeos defoliados mayor (mayor pendiente) que aquel de los canopeos no defoliados (Figura 3.6 A y B); y fue mayor aun cuando los canopeos fueron fertilizados, alcanzando el 95% de eficiencia de absorción de radiación y manteniendo dicho valor durante todo el período (Figura 3.6: A). En cambio, bajo condiciones de sequía, a pesar que los canopeos no defoliados aumentaron levemente la $fRFAA$, los canopeos defoliados no llegan a restablecer dichos valores durante el tiempo post-defoliación (Figura 3.6: C). En primavera-verano, en cambio, el restablecimiento de la $fRFAA$ post-defoliación ocurrió al mismo tiempo para todas las situaciones de disponibilidad de recursos (Figura 3.6: D, E y F). A los 15 días post-defoliación los canopeos defoliados alcanzaron la misma $fRFAA$ que presentaron los canopeos no defoliados, debido a aumentos de la $fRFAA$ en condiciones de fertilización y riego y sólo riego (Figura 3.6: D y E); y a reducciones de la $fRFAA$ en los canopeos no defoliados bajo sequía (Figura 3.6: F).

Con respecto a la $EURa$, en otoño la misma presentó valores que oscilaron entre 0,90 y 2,10 $g.MJ^{-1}$ para canopeos fertilizados y regados, 0,20 y 1,60 $g.MJ^{-1}$ para canopeos regados y alrededor de 1,0 para canopeos en sequía (Figura 3.7: A, B y C). En cambio en primavera-verano, los valores de EUR observados fueron menores, encontrándose valores de 0,40 a 1,40 $g.MJ^{-1}$, 0,23 a 0,70 $g.MJ^{-1}$ y próximos a 0,80 $g.MJ^{-1}$ para canopeos regados y fertilizados, regados y bajo sequía respectivamente (Figura 3.7: D, E y F). Al analizar la dinámica post-defoliación de la $EURa$, los resultados muestran que no se observó un efecto significativo de las interacciones triples y dobles entre los factores principales (disponibilidad de recursos, defoliación y tiempo post-defoliación) para ninguna de las estaciones de crecimiento.

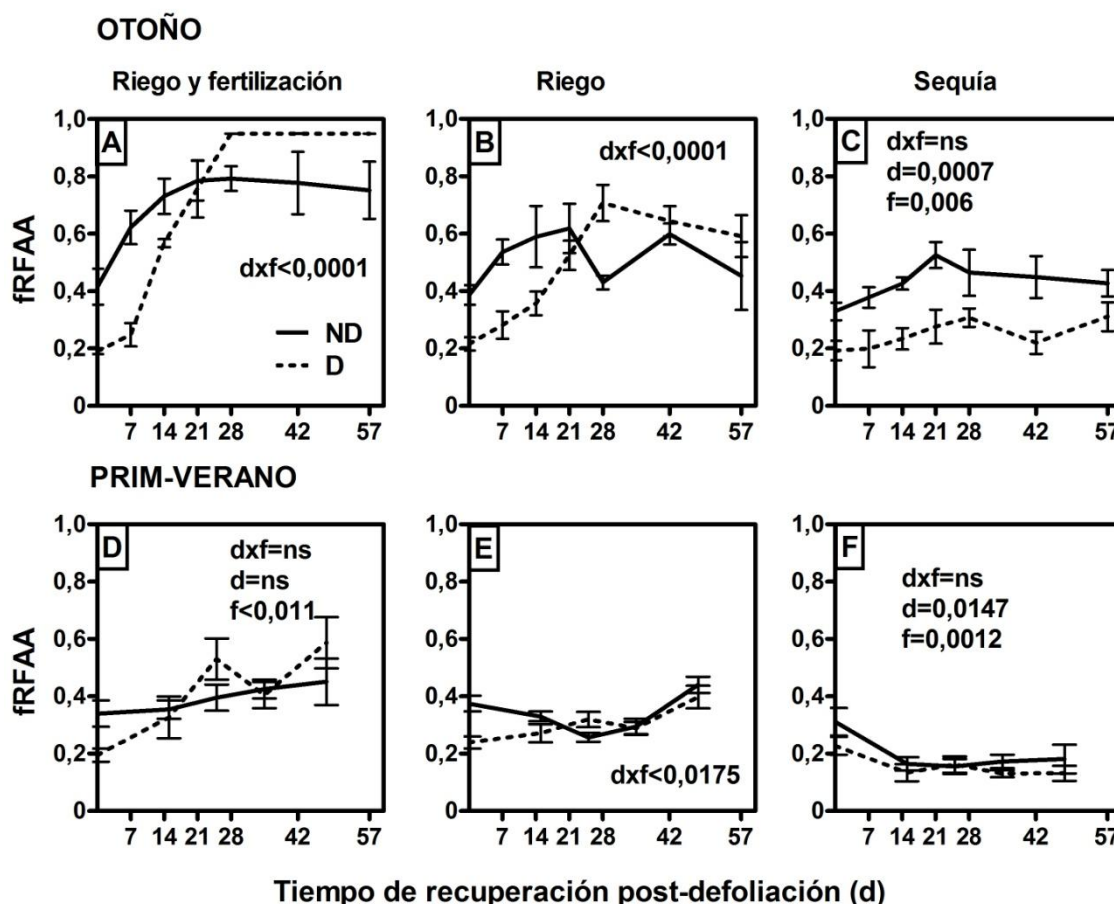


Figura 3.6: Dinámica post-defoliación de la fRFAA de pastizal durante 57 días de otoño y 48 días de primavera-verano, para canopeos bajo situaciones de riego y fertilización, riego y sequía; no defoliados (ND, líneas llenas) y defoliados (D, líneas punteadas). Las barras de error muestran el error estándar. Se muestran los valores p de las diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación post-defoliación (f) cuando la interacción fue significativa (dx f) o el valor p de cada factor por separado.

Tampoco se observaron efectos significativos de la disponibilidad de recursos y la defoliación sobre la dinámica temporal de la EUR; pero sí se observaron efectos significativos del tiempo post-defoliación para otoño y primavera-verano. En otoño, la EURa fue mayor entre los 15 y 28 días post-defoliación (siendo mayor a los 28 días) para luego disminuir con el transcurso del tiempo para las situaciones con fertilización y riego y sólo riego (Figura 3.7: A y B); pero no se observó efecto del tiempo en canopeos bajo sequía (Figura 3.7: F). En primavera-verano también hay efecto del tiempo post-defoliación en situaciones de fertilización y riego y sólo riego (Figura 3.7: D y E). En dichas situaciones, los mayores valores de EURa ocurrieron alrededor de los 35 días. Nuevamente, no se observaron diferencias significativas debido al tiempo post-defoliación en canopeos bajo sequía (Figura 3.7: F).

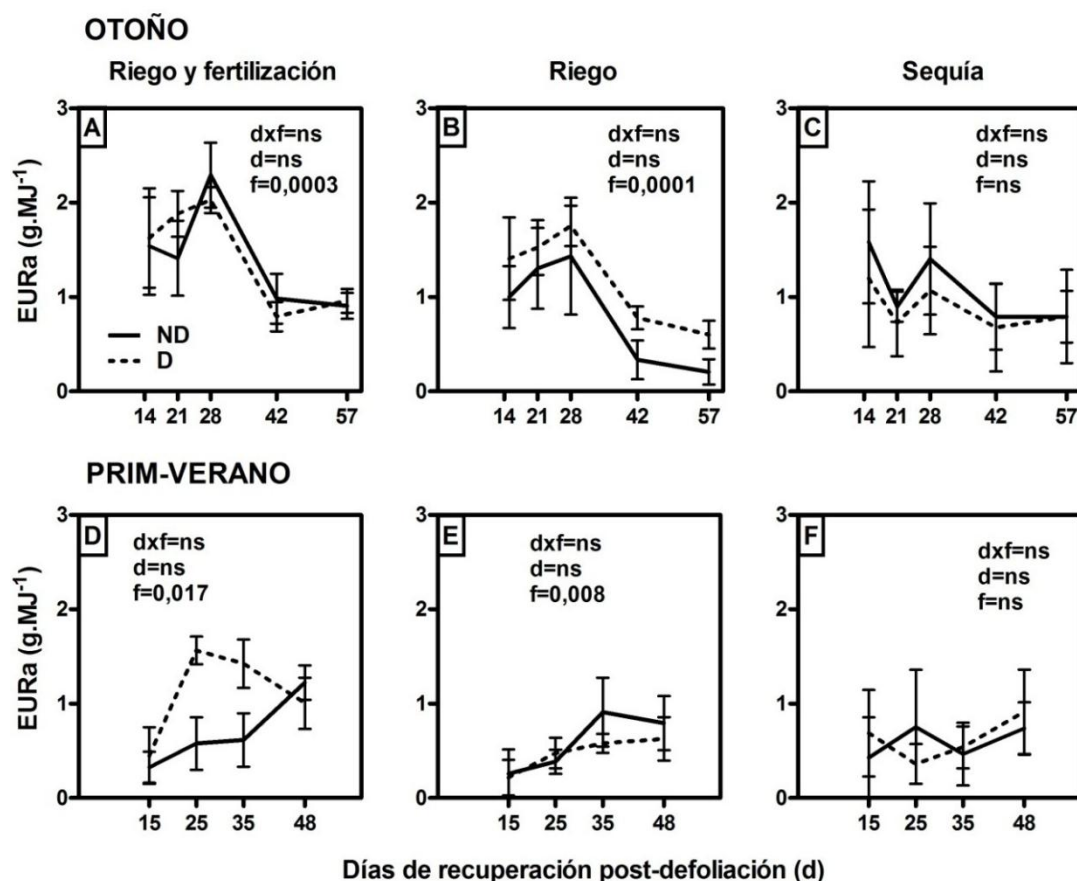


Figura 3.7: Dinámica post-defoliación de la EURa (g.MJ^{-1}) de pastizal durante 57 días de otoño y 48 días de primavera-verano, para canopeos bajo situaciones de riego y fertilización, riego y sequía; no defoliados (ND, líneas llenas) y defoliados (D, líneas punteadas). Las barras de error muestran el error estándar. Se muestran los valores p de las diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante contrastes entre niveles de defoliación (d) para cada nivel de tiempo de recuperación post-defoliación (f) cuando la interacción fue significativa (dxf) o el valor p de cada factor por separado.

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 Disponibilidad de recursos y defoliación: efecto sobre la PPNA verde, fRFAA y EUR aérea promedio

En otoño, la acumulación de biomasa verde aumentó durante los primeros 28 días, para luego alcanzar un *plateau* y momento a partir del cual comenzaría a aumentar la senescencia (Figura 3.4). En cambio en primavera-verano la acumulación de biomasa verde fue continua durante los 48 días analizados (Figura 3.4). Como era esperable, se observó un gradiente de PPNA verde de acuerdo a la disponibilidad de recursos, siendo mayor la PPNA verde en canopeos fertilizados y regados como ha sido observado en varios trabajos (Bloom *et al.* 1985, Field y Mooney 1986, Briggs y Knapp 1995, Turner *et al.* 1997, LeBauer y Treseder 2008, Tardieu 2013), y menor bajo sequía (Webb *et al.* 1978, Wraith *et al.* 1987, Tilman y El Haddi 1992, Tilman y Downing 1994, Wiegand *et al.* 2004, Tardieu 2013).

El aumento de la PPNA verde, asociado a una mayor disponibilidad de recursos, documentado en este trabajo puede explicarse por los cambios observados en sus dos componentes: la fRFAA y la EUR. La fRFAA fue mayor en otoño que en primavera-verano. Un valor mayor de fRFAA promedio en otoño con respecto al observado en primavera-verano podría deberse a una alta cobertura de raigras anual. En estos pastizales bajo producción es muy común la práctica de promoción de la especie de raigras anual para aumentar la producción de pasto en la época invernal. En general esta práctica consiste en permitir la semillazón de dicha especie al final de la primavera y luego, a fines de verano – principios de otoño realizar un disturbio (herbicida y/o pastoreo intenso) que permita la llegada de luz al suelo para permitir la germinación y establecimiento de dicha especie (el tratamiento de defoliación fue el disturbio en este caso). Entonces, por un lado, sería esperable que haya semillas en el banco de semillas; y por otro lado, como el pastizal en donde se realizó el experimento estaba clausurado desde la primavera anterior, el proceso de semillazón estuvo asegurado. En cambio, en primavera verano, a pesar de que predominan las especies C4, no hay una especie anual que replique al raigras anual.

La fRFAA promedio de otoño alcanzó valores de 0,60; 0,47 y 0,33 para canopeos fertilizados y regados, regados y bajo sequía respectivamente, mientras que en primavera verano los valores de fRFAA fueron de 0,40; 0,32 y 0,17 para los mismos tratamientos (Figura 3.5). Es decir que nuevamente, el gradiente de disponibilidad de recursos, determinó un gradiente de fRFAA. Una menor fRFAA en respuesta a la sequía, puede explicarse debido que el estrés hídrico reduce el área foliar, acelera la senescencia y permite a algunas plantas encartuchar sus hojas durante el día para reducir la transpiración. Mientras que una mayor fRFAA debido a la mayor disponibilidad hídrica y fertilización nitrogenada ocurriría por el proceso inverso, es decir un aumento del área foliar por un aumento en el macollaje y del tamaño de las hojas. En este sentido, existe evidencia que muestra que la fRFAA disminuye debido al estrés hídrico como consecuencia del enrollamiento de las hojas o la senescencia anticipada (Collino *et al.* 2001), de una reducción de la expansión foliar, aumento de tasa de senescencia y posterior reducción del área foliar (Jones *et al.* 1986). Mientras que una mayor disponibilidad de nitrógeno y agua aumentan la fRFAA debido a un aumento de la asignación de fotoasimilados a la parte aérea, a la producción de nuevas hojas (Evans y Edwards 2001), y una mayor expansión del área foliar (Bélanger *et al.* 1992, Gastal y Bélanger 1993, Bélanger *et al.* 1994).

Por su parte, la EUR promedio de los canopeos de pastizal fue similar en otoño y primavera-verano al evaluar un período de 57 y 48 días respectivamente. La EURa promedio varió entre 0,51 y 1,09 g MS.MJ⁻¹. Estos valores están dentro de los rangos observados en la zona, donde se documentaron valores de EUR entre 0,20 y 1,20 g MS.MJ⁻¹ para los mismos pastizales (Piñeiro *et al.* 2006a). También se encuentran dentro de los valores documentados para otros pastizales, como valores de 1,26 g MS.MJ⁻¹ para pastizales templados (Ruimy *et al.* 1994), 1,59 g MS.MJ⁻¹ para pastizales mediterráneos (Jongen *et al.* 2011) y entre 0,20 y 1,72 g MS.MJ⁻¹ para pastizales semiáridos durante la estación estival (Nouvellon *et al.* 2000).

En ecosistemas de pastizal, las variaciones de la EURa se explican en general por variaciones asociadas al ambiente, como precipitación (Nouvellon *et al.* 2000, Piñeiro *et al.* 2006a), temperatura (Piñeiro *et al.* 2006a) y disponibilidad de nitrógeno (Cheng *et al.* 2009); así como también debido a la estación de crecimiento (Piñeiro *et al.* 2006a).

En esta tesis, se observaron menores valores de EURa en primavera-verano y una de las razones podría ser que a pesar del riego diario y que se intentara mantener el contenido hídrico gravimétrico relativamente constante, las mayores temperaturas y la mayor demanda atmosférica habrían reducido la EUR del canopeo posiblemente mediante reducciones de la fotosíntesis (ya sea por cierre de estomas, menor conductancia estomática); a pesar de la presencia de especies C4. Para ambas estaciones de crecimiento, los mayores valores de EURa promedio observados en este trabajo estuvieron asociados a una mayor disponibilidad de recursos, tanto de agua como de nutrientes. En otoño, se observaron mayores valores de EURa asociados a los canopeos fertilizados y regados en comparación con los canopeos bajo sequía (Figura 3.5: B); y en primavera-verano, a pesar que no se observaron diferencias significativas debido a la disponibilidad de recursos; sí se observó una tendencia que a mayor disponibilidad de recursos, tendió a ser mayor la EURa (Figura 3.5: D). Por su parte, la defoliación no tuvo efectos sobre la EURa promedio.

Existe evidencia de cambios de la EURa frente a situaciones de cambios en la disponibilidad de recursos, particularmente agua y nutrientes. Por ejemplo, la fertilización nitrogenada aumentó la EURa promedio y prolongó la estación de crecimiento en ecosistemas de pastizal (Cheng *et al.* 2009); mientras que un déficit de nitrógeno redujo la EURa debido a un bajo contenido de nitrógeno de la hoja, que limita la saturación lumínica para la fotosíntesis (Field y Mooney 1986). Por su parte, Cristiano *et al.* (2012) documentaron reducciones promedio de la EUR de 58% debido a la conjunción de déficit hídrico y de nutrientes, 35% debido sólo a déficit hídrico y 47% debido sólo a déficit de nutrientes; es decir que el efecto del déficit de nutrientes fue mayor que el efecto del déficit hídrico sobre la EURa para las situaciones abordadas. Sin embargo, Akmal y Janssens (2004) observaron que la EURa fue más afectada por el estrés hídrico que por una limitación de nitrógeno.

3.4.2 Disponibilidad de recursos y dinámica post-defoliación: efectos sobre la fRFAA y la EUR aérea

La fRFAA y la EURa no presentaron la misma dinámica a partir del inicio del experimento y durante el tiempo de rebrote, ni tampoco presentaron la misma dinámica entre estaciones de crecimiento. Como respuesta general, mientras que en otoño la fRFAA aumentó luego del inicio del experimento hasta alcanza un valor máximo y estabilizarse; en primavera-verano, la fRFAA aumentó poco y mantuvo los mismos valores durante el transcurso del experimento (Figura 3.6). Por su parte, la EURa

presentó un patrón con un máximo en fechas intermedias para ambas estaciones de crecimiento (Figura 3.7). Sin embargo, estos patrones se modificaron por cambios en la disponibilidad de recursos.

En otoño, los canopeos fertilizados y regados no sólo alcanzaron mayor fRFAA que los canopeos sólo regados, sino que también mantuvieron valores más altos por más tiempo (Figura 3.6). Mientras que los canopeos fertilizados alcanzaron el 80% de absorción de radiación a los 21 días de aplicados los tratamientos; los canopeos sólo regados alcanzaron el 60% de absorción en el mismo período. Dicha diferencia podría explicarse por mayor tasa de macollaje y expansión foliar en respuesta al agregado de nitrógeno, la cual se traduciría en un aumento del área foliar que permitiría alcanzar mayores valores de absorción de radiación y antes en el tiempo. Por su parte, los canopeos defoliados compensaron rápidamente la fRFAA alcanzando los valores de los canopeos no defoliados a los 21 días para los tratamientos fertilizados y regados y los sólo regados. Sin embargo, los canopeos defoliados regados y fertilizados alcanzaron la máxima absorción de radiación (95%); no sólo cerraron el canopeo sino que también mantuvieron dicho valor durante el resto del tiempo post-defoliación. Nuevamente, la mayor disponibilidad de nutrientes permitió no sólo una recuperación más rápida del área foliar luego de la defoliación; sino también el mantenimiento de un canopeo más verde y joven durante más tiempo. Por su parte, los canopeos bajo sequía mantuvieron los valores iniciales de absorción de radiación, 30% para los canopeos no defoliados y 15% para los canopeos defoliados. Es decir que, los canopeos defoliados no pudieron compensar en términos de producción de área foliar debido al estrés hídrico. La menor inversión en área foliar de los canopeos bajo sequía demuestra ser la respuesta de menor costo para el pastizal.

En primavera-verano en cambio, no se observó un efecto de la fertilización sobre la dinámica de la fRFAA dado que los canopeos fertilizados y regados y los sólo regados mantuvieron valores relativamente estables de fRFAA durante todo el experimento (Figura 3.7). Sin embargo, los canopeos defoliados alcanzaron la fRFAA de los no defoliados antes que en otoño, a los 15 días, debido a que la fRFAA de los canopeos no defoliados fue bajo y no se modificó demasiado. En cambio, la sequía tuvo un efecto negativo sobre la fRFAA, reduciendo la misma a los 15 días de iniciado el experimento, tanto para canopeos defoliados como no defoliados; siendo mayor la reducción en este último caso. A partir de los 15 días, ambos canopeos presentaron un valor de fRFAA similar. La reducción de la fRFAA debido al estrés hídrico puede ser consecuencia de un aumento en la tasa de senescencia, el enrollamiento de las hojas y/o hasta abscisión de las mismas.

Con respecto a la EURa, durante el período de rebrote, la misma varió entre 0,20 y 2,1 g.MJ⁻¹, observándose mayores valores en otoño que en primavera-verano; y una tendencia a mayores valores cuanto mayor es la disponibilidad de recursos (Figura 3.7). Estas diferencias de la EURa podrían deberse a que, independientemente del tratamiento hídrico aplicado, el incremento de la temperatura al transcurrir la estación de crecimiento en primavera-verano en contraposición a lo que ocurre en otoño, aumenta el déficit de presión de vapor y por consiguiente la demanda atmosférica. Este aumento en la demanda atmosférica podría implicar cierre de estomas o una menor conductancia estomática, menor fotosíntesis y por consiguiente menor EURa. Por su parte, en otoño la EURa aumentó hasta alcanzar un máximo (alrededor de los 28 días) para luego disminuir a valores similares al inicio del experimento. Este patrón se observó en los canopeos regados, pero el patrón se diluyó bajo sequía (Figura 3.7). En primavera-verano, el patrón desapareció por completo; la variabilidad de los valores fue más alta lo que dificultó hallar un patrón determinado (Figura 3.7).

A modo de resumen, y considerando las hipótesis planteadas se puede concluir en primer lugar que una mayor disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) determina una mayor biomasa verde final y una mayor PPNA verde y que la defoliación no afecta negativamente al crecimiento debido a que se observó compensación en términos de producción de biomasa en todas las situaciones analizadas. Es decir que se acepta la hipótesis 2.1. En segundo lugar, se concluye que un aumento en la disponibilidad de agua y nutrientes aumenta la fRFAA promedio y la EURa promedio. Sin embargo, el efecto fue más notorio y generalizado sobre la fRFAA que sobre la EURa. Sólo se observaron aumentos significativos de la EURa promedio debido a la fertilización. La defoliación, por su parte, redujo la fRFAA promedio bajo todas las condiciones de disponibilidad de recursos; y no se observó un efecto moderador del efecto negativo del estrés ambiental sobre la EURa. Es decir que no se cumple la hipótesis 2.2. Alternativamente se propone que la disponibilidad de recursos determina un gradiente de fRFAA y EURa; obteniéndose mayores valores frente a una mayor disponibilidad de recursos. Mientras que la defoliación sólo afecta la fRFAA, sin afectar la EURa.

En tercer lugar, las dinámicas post-defoliación de la fRFAA variaron según la estación de crecimiento. En otoño, los canopeos defoliados alcanzaron los valores de los canopeos no defoliados al mismo tiempo en situaciones de fertilización y riego y de sólo riego, pero no lo hicieron nunca bajo sequía. Por su parte, los canopeos defoliados fertilizados cerraron el canopeo alcanzando el 95 % de absorción de radiación. En primavera-verano, los canopeos defoliados restablecieron los valores de fRFAA en el mismo tiempo post-defoliación, sin embargo bajo sequía la similitud entre la fRFAA de canopeos no defoliados y defoliados, se debió a una reducción de la fRFAA de los canopeos no defoliados más que a una recuperación de los defoliados. En consecuencia se rechaza la hipótesis 2.3. En este caso, se plantea nuevamente que la disponibilidad de recursos afecta no sólo la dinámica de la fRFAA post-defoliación; sino también los valores máximos y/o mínimos alcanzados y que esto varía según la estación de crecimiento analizada. Con respecto a la EURa, los valores observados durante el período de rebrote del experimento siguieron el gradiente de disponibilidad de recursos en otoño, pero no así en primavera-verano cuando los valores fueron más variables. La EURa aumentó hasta alcanzar un máximo para luego disminuir hasta los valores iniciales. En consecuencia, se aceptan las hipótesis 2.4 y 2.5. La defoliación sólo afecta significativamente la fRFAA pero no la EURa.

En conclusión, las variaciones de la PPNA de un pastizal en pastoreo como consecuencia de la variación en la disponibilidad de agua y nutrientes puede explicarse por variaciones de sus componentes, la fRFAA y la EUR. El aumento de la PPNA en pastizales fertilizados se debe a un aumento tanto de la fRFAA como de la EUR; mientras que la reducción de la PPNA en pastizales bajo sequía se debe principalmente a reducciones de la fRFAA, más que a un efecto sobre la EUR. El rápido restablecimiento de los pastizales fertilizados defoliados se deben tanto a un rápido restablecimiento del área foliar, lo que permitiría plantear una rotación del ganado con mayor frecuencia de pastoreo. Mientras que, en los canopeos pastoreados bajo sequía, el restablecimiento del área foliar se da más lentamente; determinando un mayor tiempo de descanso antes de la entrada de animales.

CAPITULO IV

ÍNDICE DE REFLECTANCIA FOTOQUÍMICA Y EFICIENCIA DE USO DE LA RADIACIÓN EN DISTINTAS SITUACIONES DE DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

4.1 INTRODUCCIÓN

La identificación de firmas o índices espectrales que puedan asociarse a la reflectancia del canopeo bajo distintas condiciones hídricas o de nutrientes es de gran utilidad para indicar la ocurrencia de algún tipo de estrés y/o estimar procesos fotosintéticos como la eficiencia de uso de la radiación que permiten conocer y caracterizar el funcionamiento de los ecosistemas en general. En este sentido, el uso de índices espectrales obtenidos a partir de sensores remotos está ampliamente difundido para el monitoreo de la vegetación (Paruelo y Lauenroth 1995, Paruelo *et al.* 1997, Garbulsky y Paruelo 2004, Pettorelli *et al.* 2005, Grigera *et al.* 2007, Alcaraz-Segura *et al.* 2009). Actualmente, es posible monitorear la producción forrajera a través de sensores remotos (Grigera *et al.* 2007). Dicha aproximación se basa en la estimación de la productividad primaria neta aérea como el producto entre la radiación absorbida (obtenida a través de sensores remotos) y la eficiencia de uso de la radiación (EUR, obtenida mediante mediciones a campo). La estimación de la EUR a partir de sensores remotos permitiría mejorar la precisión de la estimación de la productividad forrajera tanto en el espacio como en el tiempo.

Como se mencionara en capítulos anteriores el IVN es uno de los índices espectrales más utilizados y está muy correlacionado con el área foliar verde, la radiación absorbida por un canopeo (Sellers 1985, Huete *et al.* 2002) y, como consecuencia, la capacidad fotosintética del mismo. El IVN es una medida de integración de la actividad fotosintética pasada (lo que resulta en la capacidad fotosintética del canopeo) más que una medida de la fotosíntesis actual (Gamon *et al.* 1995). Existen evidencias que muestran que el IVN es un indicador pobre de procesos fisiológicos (como la tasa de fotosíntesis y de transpiración) que transcurren en escalas temporales y espectrales más finas (Nemani y Running 1989, Gamon *et al.* 1992, Gamon *et al.* 1995); debido a que dichos procesos pueden verse afectados sin que ocurran cambios en el área foliar verde (es decir en el IVN). Por eso el IVN presenta una alta correlación con el área foliar verde y la absorción de RFA pero no con la eficiencia de conversión de la radiación en biomasa (Nemani y Running 1989, Gamon *et al.* 1992, Gamon *et al.* 1995) como se pensara anteriormente.

Entonces, si bien es posible evaluar la absorción de radiación de las plantas a partir de sensores remotos, detectar en qué medida la radiación absorbida es transformada en biomasa es un objetivo más difícil y desafiante. En este sentido, Gamon *et al.* (1992, 1997) propusieron el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) como un estimador de procesos fisiológicos como la eficiencia fotosintética, el rendimiento cuántico del fotosistema II, el intercambio neto de carbono y la eficiencia en el uso de la radiación. El IRF es un índice espectral basado en la relación que existe entre el ciclo de las xantofilas y la reflectancia de la longitud de onda de 531 nm (Gamon *et al.* 1990) y se calcula como la diferencia normalizada entre la reflectancia de 531 nm y la reflectancia de 570 nm como banda de referencia (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1995). Las xantofilas son un grupo de pigmentos (violaxantina, anteraxantina y zeaxantina) que frente a un exceso de luz (*i.e.* si la radiación absorbida por una hoja excede su capacidad fotosintética) cambian su concentración relativa como mecanismo de disipación del exceso de energía y de esta manera evitan el daño. Más específicamente, en el ciclo de las xantofilas, la zeaxantina representa el estado de-epoxidativo de la violaxantina. El mismo se produce como consecuencia de la acción de la enzima violaxantina de-epoxidasa que cataliza la molécula de violaxantina a zeaxantina (vía anteraxantina) la cual pierde una molécula de oxígeno. La de-epoxidación se produce como respuesta a un exceso de luz y cumple la función de fotoprotección. Entonces, frente a un exceso de

luz, se produce un cambio de-epoxidativo, desde violaxantina a zeaxantina (vía anteraxantina) lo que determina un aumento en la concentración relativa de la zeaxantina con respecto a la violaxantina (Demmig-Adams *et al.* 1989) y como consecuencia se generan los cambios en la reflectancia a 531 nm. Dichos cambios son reversibles, y son indicadores de cambios en la actividad y eficiencia fotosintética: a mayor concentración relativa de zeaxantina, menor es la actividad y la eficiencia fotosintética de las hojas.

En relación a ello, hay un gran número de trabajos que prueban que el IRF es buen estimador de variables relacionadas con procesos fisiológicos como: el estado epoxidativo de las xantofilas (Gamon *et al.* 1992, Filella *et al.* 1996, Gamon *et al.* 2001, Filella *et al.* 2009), el rendimiento cuántico del fotosistema II (Peñuelas *et al.* 1995, Gamon *et al.* 1997); la fluorescencia (Peñuelas *et al.* 1995, Gamon *et al.* 1997, Peñuelas *et al.* 1997b, Naumann *et al.* 2008), la eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EUR) (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1995, Filella *et al.* 1996, Peñuelas *et al.* 1997a, Peñuelas *et al.* 1997b, Strachan *et al.* 2002, Trotter *et al.* 2002), la eficiencia de uso de la radiación (Strachan *et al.* 2002, Trotter *et al.* 2002, Garbulsky *et al.* 2010, Garbulsky *et al.* 2011, Garbulsky *et al.* 2013) y el intercambio neto de carbono (Gamon *et al.* 1997, Peñuelas y Inoue 2000, Gamon *et al.* 2001). En general, dichos procesos fisiológicos se ven afectados por cambios en las condiciones ambientales, como la disponibilidad de recursos hídricos y de nutrientes. Por lo tanto, conocer la respuesta del IRF frente a cambios en la disponibilidad hídrica y de nutrientes y su interacción con la defoliación es de gran importancia a la hora de considerar el IRF como estimador de la EUR en recursos forrajeros en general y en pastizales en particular.

Con respecto a la disponibilidad de nutrientes, el IRF ha permitido detectar cambios de la eficiencia de uso de la radiación debido a cambios en la disponibilidad de nitrógeno (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1995, Filella *et al.* 1996, Gamon *et al.* 1997, Gamon *et al.* 2001, Strachan *et al.* 2002), observándose mayores valores de IRF (es decir mayor EUR) cuando mayor es la disponibilidad de nitrógeno; como también debido a cambios en la concentración de nitrógeno foliar de distintas especies (Trotter *et al.* 2002). Asimismo, también se ha observado que el IRF está correlacionado con la EUR en plantas acuáticas emergentes (Peñuelas *et al.* 1997a) y que es buen indicador de estrés por salinidad (Naumann *et al.* 2008). En cambio, con respecto a la disponibilidad hídrica, existen evidencias que muestran que el IRF permite detectar cambios en la EUR frente a déficit hídricos moderados (Peñuelas *et al.* 1997b) pero fracasa frente a déficit hídricos más severos (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1997b, Peguero-Pina *et al.* 2008). Bajo dichas condiciones de estrés, los cambios en el IRF estarían explicados no sólo por cambios en la EUR, sino también por cambios en la arquitectura del canopy y en la reflectancia del suelo en situaciones de cobertura incompleta (Gamon *et al.* 1992, Peguero-Pina *et al.* 2008). Es decir que cambios cuantitativos (cantidad de área foliar) y cualitativos (proporción de material verde y seco, proporción de grupos funcionales) en la cobertura del canopy afectarían la utilidad del IRF como indicador de la EUR. Es necesario, entonces, profundizar el estudio de la utilidad del IRF como indicador de la EUR, tanto a escala de planta individual como de canopy, y bajo situaciones de interacción de defoliación y condiciones de estrés de recursos.

En general, las variaciones diarias del IRF se deben a cambios en el ciclo de las xantofilas, mientras que las variaciones semanales y/o mensuales del IRF se deben también a cambios en la relación entre el contenido de carotenoides y clorofilas (Nichol *et al.* 2006). La aplicación del IRF como estimador de procesos fisiológicos asociados a la eficiencia de uso de la radiación se extiende para distintas especies y grupos funcionales (Gamon *et al.* 1997) lo que no necesariamente implica que sea la misma

relación para todas las especies, y ha sido utilizada con éxito para detectar cambios en la EUR a escala foliar (Peñuelas *et al.* 1995, Gamon *et al.* 1997, Peñuelas *et al.* 1997b), de canopy (Nichol *et al.* 2006) y de ecosistema (Nichol *et al.* 2000). A escala de canopy, se ha observado que el IRF es muy sensible a cambios en el índice de área foliar y se encuentra influenciado por el ángulo de visión del sensor, y por el suelo (para índices de área foliar bajos) (Barton y North 2001). Entonces, nuevamente surge como importante no sólo profundizar el estudio del IRF como estimador de la EUR para distintas escalas espaciales (*i.e.* niveles de percepción como planta individual y canopy), sino también distintas escalas temporales que permitan abarcar no sólo distintas situaciones de disponibilidad de recursos en el tiempo (luz, agua, nutrientes) sino también distintas estructuras de canopy durante las estaciones de crecimiento.

4.1.1 Objetivo e hipótesis

En este capítulo se pretende profundizar el estudio del uso del IRF como estimador de la eficiencia fotosintética de uso de la radiación y la eficiencia de uso de la radiación aérea a distintas escalas de percepción y bajo distintas condiciones de disponibilidad de recursos.

Objetivo:

3) Evaluar la relación IRF- EURf y EURa durante el tiempo de recuperación post-defoliación y el efecto del estrés por recursos (hídricos y de nutrientes) sobre la relación IRF- EURf e IRF- EURa a escala de planta individual y canopy de pastizal respectivamente.

Hipótesis:

3.1) La forma de la relación entre IRF-EURf e IRF-EURa es distinta según el abordaje sea a escala de planta o de canopy. Sin embargo, el IRF sigue siendo un buen estimador de la EURf o EURa de acuerdo a la escala abordada.

3.2) La relación IRF-EURf y EURa no se modifica frente a la ocurrencia de un estrés ambiental (hídrico o de nutrientes), es decir que es posible estimar la EURf y EURa en condiciones de estrés mediante el uso del IRF tanto a escala de planta individual como de canopy.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir con el objetivo de este capítulo, se realizaron mediciones a dos escalas de análisis: de planta individual y de canopy. Las mediciones a escala de planta individual, se realizaron en las plantas de *P. dilatatum* utilizadas en el experimento correspondiente al Capítulo II de esta tesis; y las mediciones de canopies de pastizal en los canopies correspondientes al ensayo a campo descrito en el Capítulo III de esta tesis. Es decir que a escala de planta individual, se analizó el IRF de plantas regadas y fertilizadas, sólo regadas, inundadas y bajo sequía; tanto no defoliadas como defoliadas. Y, para la escala de canopy se utilizaron los canopies de pastizal regados y fertilizados, sólo regados y bajo sequía; y de la misma manera; tanto no defoliados como defoliados. En ambas escalas de análisis se consideró el tiempo de recuperación post-defoliación. Los diseños experimentales y las especificaciones de los tratamientos

aplicados (recursos y defoliación) se encuentran descriptos en detalle en los capítulos mencionados (II y III).

La radiancia espectral fue medida con un espectroradiómetro portátil (Field-Spec Pro FR; Analytical Spectral Device [ASD], Boulder, CO, EEUU), con un ángulo de visión (FOV) de 25° y mediciones cada 1,4 nm entre los 350 y 1000 nm, y 2,0 nm entre los 1000 y 2500 nm. Dichas mediciones fueron recalculadas para bandas de una resolución de 1 nm de longitud de onda utilizando una función de interpolación (RS2 para Windows), con el objetivo de identificar las bandas específicas para calcular el IRF. Para calcular la reflectancia de todo el espectro se utilizó un panel de referencia blanco, calibrado (Diffuse White Reference Panel, [ASD], Boulder, CO, EEUU). Luego, se calculó el IRF como:

$$IRF = \frac{R531 - R570}{R531 + R570}$$

Donde:

R531: es la reflectancia en la longitud de onda de 531 nm

R570: es la reflectancia en la longitud de onda de 570 nm.

4.2.1 Abordaje a partir de plantas individuales de *Paspalum dilatatum*

A escala de planta individual, las mediciones de reflectancia se realizaron dentro de una caja diseñada con el objetivo de mantener bajo control las condiciones de iluminación y evitar interferencias por el efecto del fondo. Se armó una caja de 150 cm de altura por 50 cm de ancho, cuyo interior se pintó de negro mate (negro mate N°63476, Krylon, Sherwin Williams) para minimizar la reflectancia de las paredes de la misma. El sensor se colocó dentro de la caja, a una altura de 95 cm por sobre la base de las macetas determinando un área de visión de 41,5 cm de diámetro. Alrededor y arriba del sensor se colocaron 4 lámparas de tungsteno de 150 W (Philips Spotline R95, Buenos Aires, Argentina) que permiten simular todo el espectro electromagnético de la radiación solar. El fondo de la caja en conjunto con el suelo de la maceta fue cubierto con una placa negra agujereada con el objetivo que sólo la reflectancia de la planta fuera medida, minimizando de esta manera la reflectancia del fondo y del suelo dentro de la maceta.

La reflectancia de las plantas fue medida en cinco plantas (repeticiones) correspondientes a cada uno de los cuatro tratamientos de disponibilidad de recursos: riego y fertilización (RyF), riego (R), inundación (I) y sequía (S); y también correspondientes a los 2 niveles de defoliación: no defoliado (ND) y defoliado (D). Se midió en tres fechas: el 01/12/2008, 10/12/2008 y 17/12/2008; correspondientes a un tiempo de recuperación post-defoliación de 27, 36 y 43 días respectivamente. Cada diez minutos se tomó una medición del panel blanco de referencia para obtener el valor de referencia. Antes de realizar las mediciones con el sensor hiperespectral, se midió la fotosíntesis mediante un medidor de intercambio neto de carbono portátil (Li-6200, Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, EEUU) a escala de hoja. La eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf) o eficiencia de uso de la radiación instantánea se calculó como el cociente entre la tasa de fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa incidente expresado en μmoles por unidad de superficie (metro cuadrado) y tiempo (segundo), medida en el horario en que se midió la fotosíntesis.

4.2.2 Abordaje a partir de canopeos de pastizal

A escala de canopeo de pastizal, las mediciones de reflectancia se realizaron en canopeos con tres niveles de disponibilidad de recursos: canopeos regados y fertilizados (RyF), regados (R) y bajo sequía (S); y dos niveles de defoliación: canopeos no defoliados (ND) y defoliados (D). Las mediciones de reflectancia estuvieron concentradas alrededor del mediodía (entre las 11 y 14 hs) y se realizaron mediciones de referencia (con el panel blanco de referencia) cada 6 mediciones. El sensor se ubicó a unos 70 cm de altura por sobre el canopeo lo que determinó un área de medición de 30 cm de diámetro. Paralelamente a dichas mediciones, se midió la intercepción de radiación con un radiómetro de mano de 50 cm de largo (BAR-RAD50, Cavadevices; Buenos Aires, Argentina) en los mismos canopeos medidos con el sensor hiperespectral y para el área determinada por un diámetro de 30 cm. Al final del día se cosechó la biomasa que había dentro de dicho diámetro. Nuevamente el estudio se realizó en dos estaciones de crecimiento, otoño y primavera-verano; y las mediciones con el sensor hiperespectral se realizaron con una frecuencia semanal. Posteriormente se calculó la EURa como el cociente entre la biomasa aérea producida semanalmente y la radiación absorbida durante el mismo período como se muestra en el capítulo III de esta tesis.

4.2.3 Análisis estadístico

Una vez corroborados los supuestos de normalidad de la distribución de los datos y homogeneidad de varianzas, los datos de IRF fueron analizados estadísticamente mediante análisis de varianza (ANVAs). Tanto para escala de planta individual como de canopeo de pastizal, se realizó un ANVA para analizar el efecto de la interacción entre disponibilidad de recursos y defoliación (rxrd) y el de cada uno de los factores principales por separado: disponibilidad de recursos (r) y defoliación (d) sobre el IRF. La relación entre IRF y fotosíntesis neta a escala de planta y entre el IRF y la EURf y EURa a escala de planta y de canopeo de pastizal respectivamente, se evaluaron mediante regresiones lineales. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa Infostat, versión 2012 (Di Rienzo *et al.*, 2012).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Relación entre IRF y EURf a escala de planta individual

Los resultados muestran que el IRF promedio del período post-defoliación fue distinto según la disponibilidad de recursos en plantas de *P. dilatatum* (Figura 4.1; $p < 0,0001$); fue mayor en plantas regadas y fertilizadas; intermedio en plantas regadas o inundadas y menor en plantas bajo sequía (Figura 4.1). La defoliación no tuvo un efecto significativo sobre el IRF ($p = 0,35$) ni resultó significativa la interacción entre la disponibilidad de recursos y la defoliación ($p = 0,57$).

En relación al potencial del IRF como estimador de la tasa fotosintética a escala de planta se observó una relación lineal positiva significativa ($p < 0,0001$) entre el IRF de las plantas y la tasa de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) medida a escala de hoja (Figura 4.2: A). El IRF explicó un 66% de la variación en los datos de fotosíntesis neta. De la misma manera, el IRF también fue un buen estimador de la eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf) ($p < 0,0001$), explicando el 55% de la variación de la EURf (Figura 4.2: B). En general, las plantas bajo sequía se ordenaron en la parte

inferior de la regresión, las plantas regadas o inundadas en la parte intermedia y las plantas regadas y fertilizadas en la parte superior de la regresión (Figura 4.2).

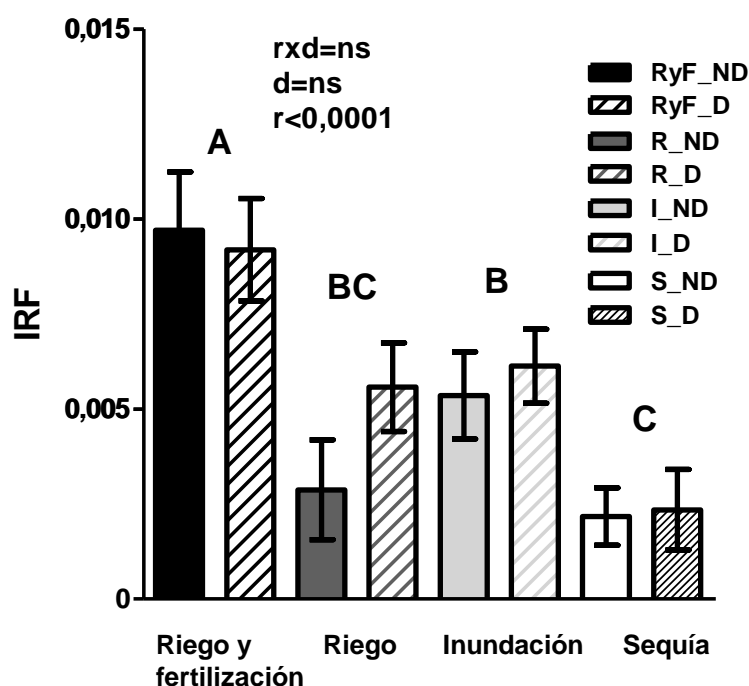


Figura 4.1: Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio del período de recuperación post-defoliación de plantas regadas y fertilizadas (RyF, negro), regadas (R, gris oscuro), inundadas (I, gris claro) y bajo sequía (S, blanco); y para plantas no defoliadas (ND, lleno) y defoliadas (D, rayas). Letras mayúsculas distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de disponibilidad de recursos (r). No se observaron diferencias significativas debido a la interacción (rxd) ni a la defoliación (d).

Si bien los valores de IRF promedio fueron diferentes entre tratamientos de recursos, al analizar la dinámica del IRF durante el tiempo post-defoliación, se observa una disminución del IRF en el tiempo (Figura 4.3) para todos los tratamientos de disponibilidad de recursos y de defoliación; excepto para las plantas bajo sequía defoliadas que presentaron valores de IRF similares a lo largo de todo el período. A su vez, se observa una tendencia a la disminución de las diferencias entre tratamientos de disponibilidad de recursos en el tiempo. Estos resultados sugieren que, en general, la EURa disminuye al aumentar el tiempo post-defoliación.

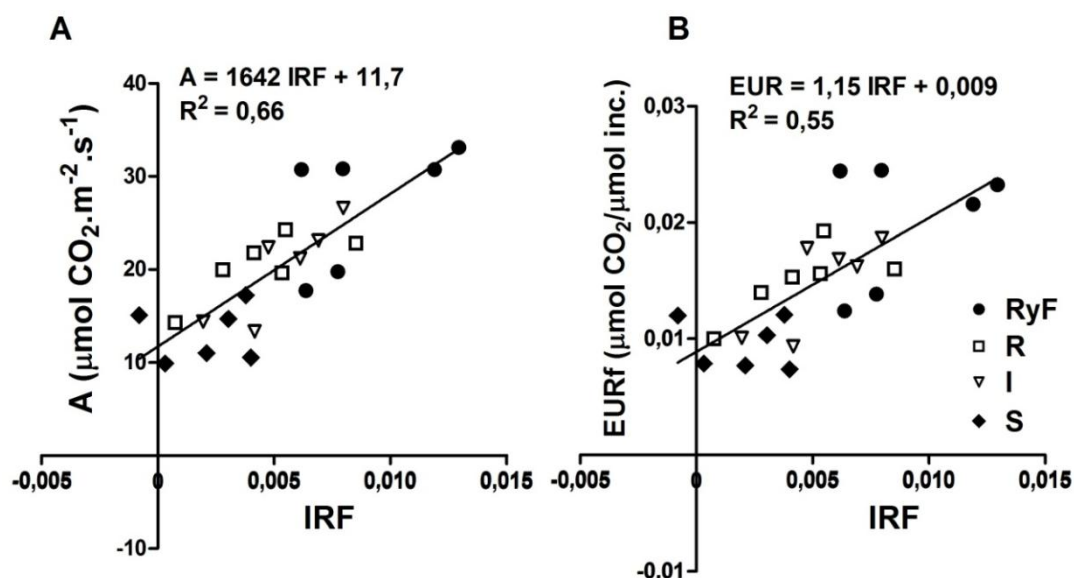


Figura 4.2: (A) Tasa de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) y (B) eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf, $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol}^{-1} \text{ incidente}$) en función del índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio por fecha de plantas regadas y fertilizadas (RyF, círculo lleno), regadas (R, cuadrado vacío), inundadas (I, triángulo vacío) y bajo sequía (S, rombo lleno). Se consideraron tanto las plantas no defoliadas como defoliadas para todas las situaciones de disponibilidad de recursos y fechas. La radiación incidente fue de $1200\text{-}1550 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

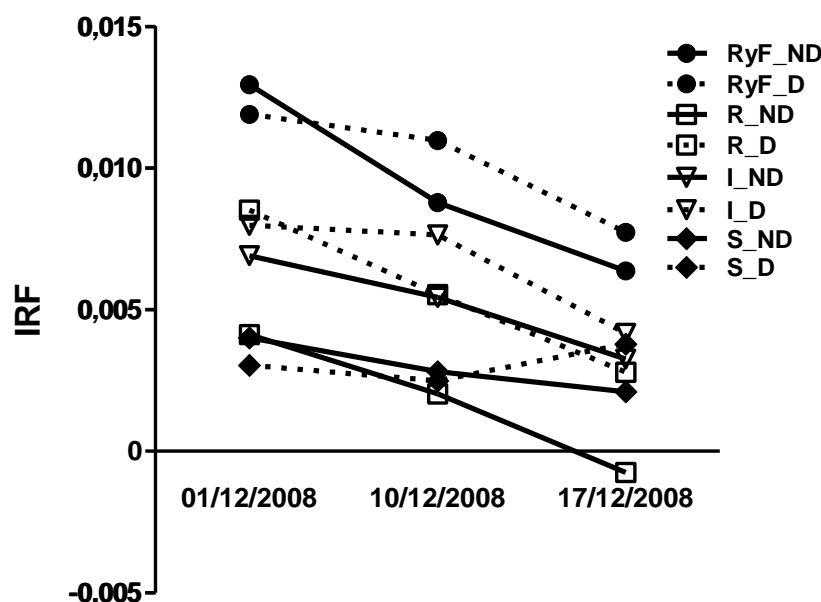


Figura 4.3: Dinámica post-defoliación del índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) de plantas regadas y fertilizadas (RyF, círculo), regadas (R, cuadrado), inundadas (I, triángulo invertido) y bajo sequía (S, rombo); y para plantas no defoliadas (ND, línea llena) y defoliadas (D, línea punteada).

4.3.2 Relación entre IRF y EURa a escala de canopeo de pastizal

A escala de canopeo de pastizal, los valores de IRF observados en otoño fueron mayores que los observados en primavera-verano; y el efecto de la disponibilidad de recursos y la defoliación sobre el IRF fue distinto según la estación de crecimiento considerada (Figura 4.4). En otoño, el IRF fue mayor en canopeos regados y fertilizados que en canopeos sólo regados y/o bajo sequía (Figura 4.4, A); en cambio, en primavera-verano el IRF fue mayor en canopeos regados (ya sea fertilizados o no) que en canopeos bajo sequía (Figura 4.4, B). Entonces, en otoño fue más importante el efecto de la disponibilidad de nutrientes sobre el IRF; mientras que en primavera-verano fue más importante el efecto de la disponibilidad hídrica (sequía). Por su parte, la defoliación disminuyó el IRF en otoño (Figura 4.4, A) y lo aumentó en primavera-verano (Figura 4.4, B), este patrón en los resultados fue consistente para todas las situaciones de disponibilidad de recursos.

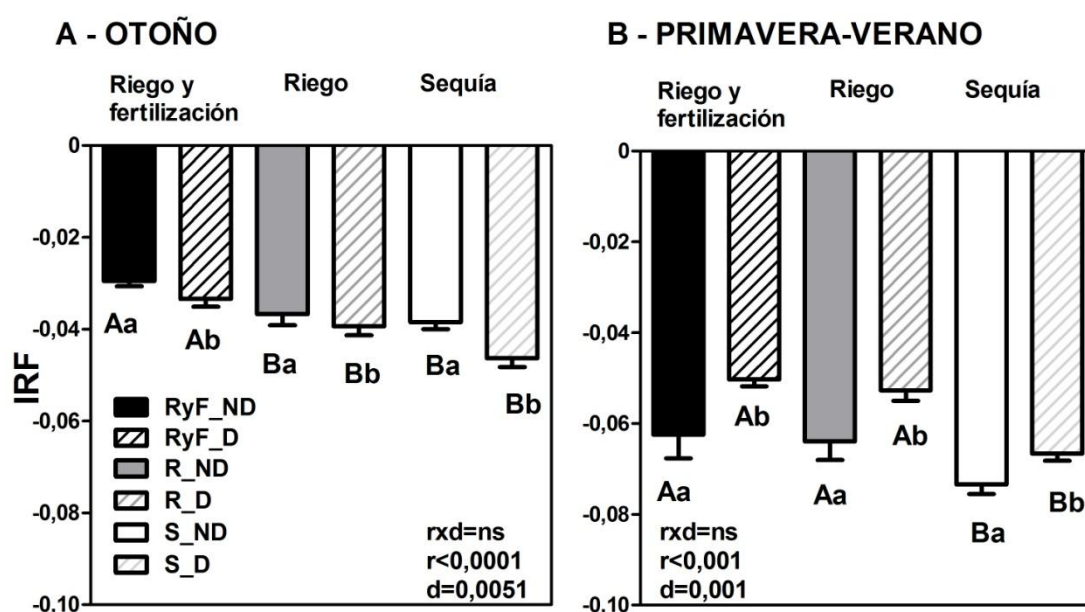


Figura 4.4: Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) promedio del período de recuperación post-defoliación de otoño (A) y primavera-verano (B) para canopeos regados y fertilizados (RyF, negro), regados (R, gris oscuro) y bajo sequía (S, gris claro); tanto para canopeos no defoliados (ND, lleno) como defoliados (D, rayas). Letras mayúsculas distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de disponibilidad de recursos (r), mientras que letras minúsculas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de defoliación (d). No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) debidas a la interacción (rx).

Con respecto al potencial del IRF como estimador de la EURa a escala de canopeo de pastizal, se observó una relación lineal positiva significativa entre el IRF y la EURa (g MS.MJ^{-1}); pero el grado de ajuste varió según los días post-defoliación considerados (Figura 4.5). El IRF explicó un 66% de la variación de la EURa de todos los tratamientos de disponibilidad de recursos a los 15 días post-defoliación (Figura 4.5: A; $p = 0,0012$); un 46% a los 21-25 días (Figura 4.5: B, $p < 0,015$) y un 78% a los 28-35 días post-defoliación (Figura 4.5: C, $p = 0,0001$). Sin embargo, el IRF no explicó la variación de la EURa para períodos post-defoliación más largos (*i.e.*: 42, 48 ó 57 días) (Figura 4.5: D). Es decir, que el IRF pierde capacidad de predicción de la EURa para períodos

mayores a los 28-35 días, lo que podría deberse por un lado a que los cambios en el ciclo de las xantofilas y la proporción de pigmentos en las hojas son procesos que ocurren a escalas temporales más finas y que para períodos de tiempo superiores a los 35 días, dichos cambios se diluirían en el tiempo, el IRF no se modificaría y por lo tanto no reflejaría los cambios en la EUR o/y por otro lado a al aumento del material seco en pie.

Se seleccionó la relación IRF-EURa calculada para tiempos post-defoliación entre 28- 35 días como la más adecuada para la estimación de la EURa (Figura 4.6). Al discriminar según los tratamientos de disponibilidad de recursos, se observaron que el IRF fue un buen estimador de la EURa para los canopeos independientemente de la disponibilidad de recursos y los niveles de defoliación.

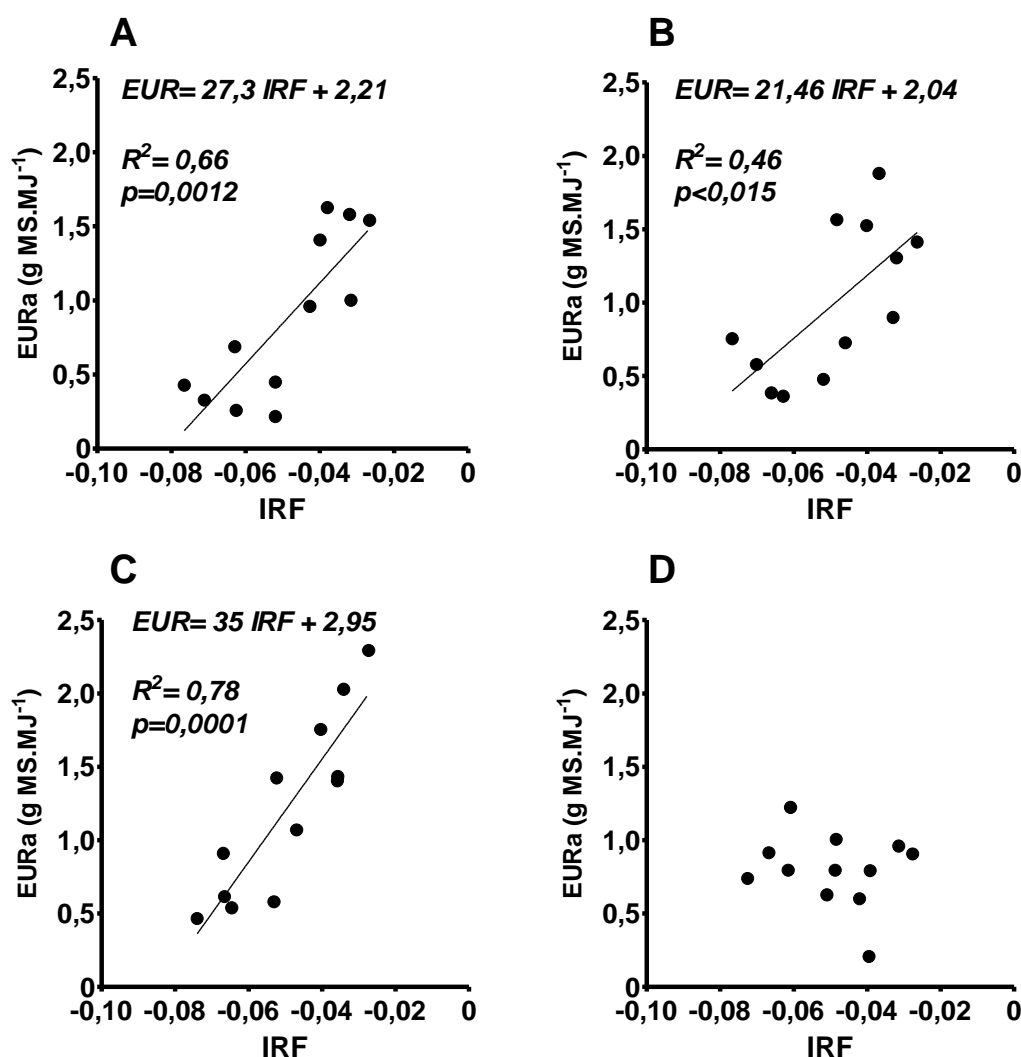


Figura 4.5: Relación entre la EURa (g MS.MJ⁻¹) y el IRF para canopeos regados y fertilizados, sólo regados y bajo sequía; ya sea no defoliados como defoliados y ambas estaciones de crecimiento (otoño y primavera-verano) según el tiempo post-defoliación. A) Para un período de entre 14 y 15 días, B) Para un período de entre 21 y 25 días; C) Para un período de entre 28 y 35 días y D) Para un período de entre 42, 48 y 57 días post-defoliación.

En relación a la dinámica temporal post-defoliación del IRF a escala de canopeo se observan diferencias no sólo entre estaciones de crecimiento, sino también entre los

tratamientos de disponibilidad de recursos y defoliación aplicados en cada una. En otoño, el IRF al inicio del experimento es igual para todos los tratamientos de disponibilidad de recursos y niveles de defoliación (Figura 4.7: A, B, C); mientras que en primavera-verano no sólo se observan valores de IRF menores que en otoño; sino que también la defoliación determina un aumento inmediato del IRF inicial independientemente de la disponibilidad de recursos (Figura 4.7: D, E, F).

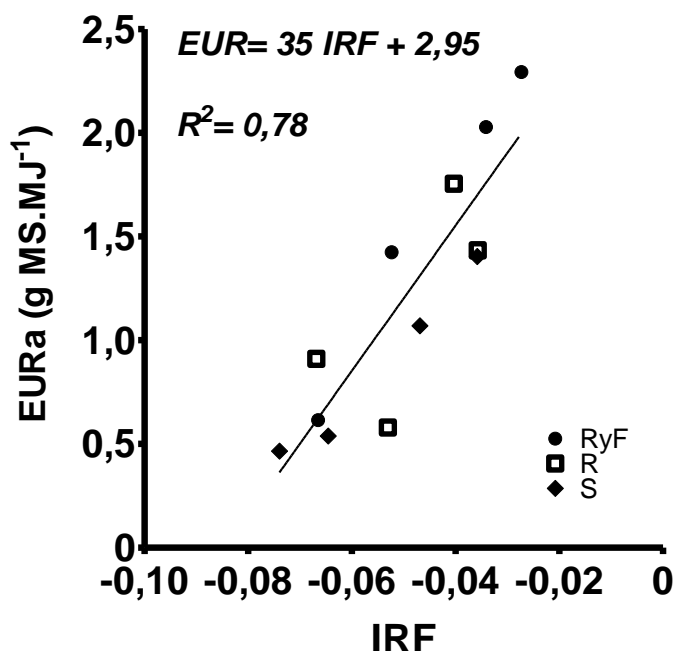


Figura 4.6: Relación entre la EURa promedio (g MS.MJ^{-1}) y el IRF para canopeos regados y fertilizados (RyF, círculo lleno), sólo regados (R, cuadrado vacío) y bajo sequía (S, rombo lleno); tanto para canopeos no defoliados como defoliados y ambas estaciones de crecimiento (otoño y primavera-verano) para el períodos de entre 28 y 35 días post-defoliación.

Al analizar la dinámica temporal del IRF en otoño, se observa que en términos generales la vegetación regada y fertilizada mantiene los valores de IRF durante todo el período; mientras que el IRF de los canopeos sólo regados y bajo sequía disminuye a medida que transcurre el tiempo post-defoliación (Figura 4.7: A, B, C). Por su parte, los canopeos defoliados, muestran una disminución inicial del IRF (contrario a lo que ocurre en primavera-verano) la que es restablecida a los pocos días en los canopeos con alta disponibilidad de recursos (fertilizados y regados y sólo regados) (Figura 4.7: A, B) y sólo al final del período post-defoliación en los canopeos bajo sequía (Figura 4.7: C). En primavera-verano en cambio, los canopeos defoliados presentaron mayores valores de IRF durante los primeros 25 días del período post-defoliación, y no se observaron diferencias entre niveles de disponibilidad de recursos (Figura 4.7: D, E, F). Entonces, se podría decir que el efecto de la disponibilidad de recursos, en particular la fertilización, sobre la dinámica temporal post-defoliación del IRF es más importante en otoño; mientras que la defoliación lo es en primavera-verano.

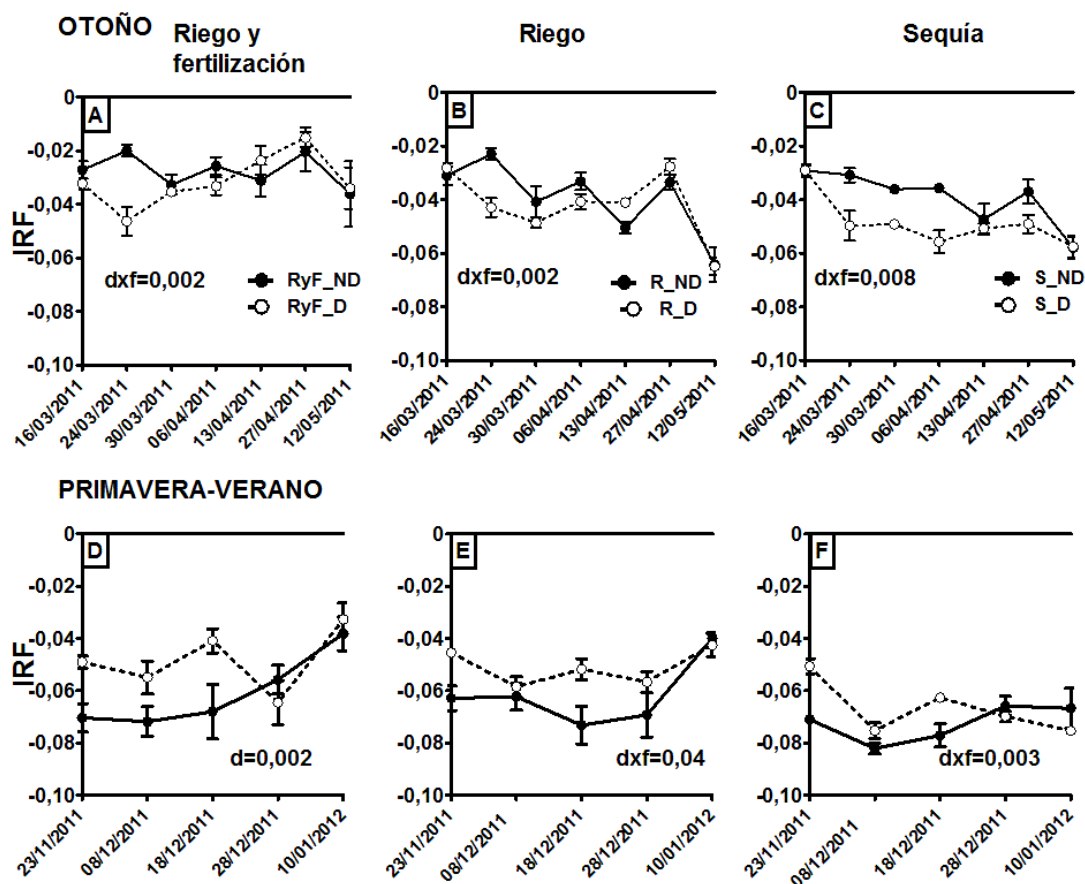


Figura 4.7: Dinámica post-defoliación del Índice de Reflectancia fotoquímica (IRF) de canopeos regados y fertilizados (RyF, círculo), regados (R, cuadrados) y bajo sequía (S, triángulos invertidos); tanto para canopeos no defoliados (ND, símbolos y línea llena) como defoliados (D, símbolos vacíos y línea punteada) para otoño (A, B, C) y primavera-verano (D, E, F). Cuando hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) se muestran los valores “p” de las interacción defoliación (d) y tiempo de recuperación post-defoliación (f), o de la defoliación sola.

4.4 DISCUSION

En general, los resultados de este capítulo confirman que el IRF es un buen estimador tanto de la eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf) a escala de planta individual (Figura 4.2: B) como de la eficiencia de uso de la radiación aérea (EURa) a escala de canopeo de pastizal (Figura 4.5 y 4.6), como también de una de las variables más relacionadas a ella, la tasa de fotosíntesis neta (Figura 4.2: A). La relación entre el IRF y la EURf y EURa ya había sido documentada por varios autores (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1995, Filella *et al.* 1996, Gamon *et al.* 1997, Peñuelas *et al.* 1997a, Peñuelas *et al.* 1997b, Peñuelas y Inoue 2000, Gamon *et al.* 2001, Strachan *et al.* 2002, Trotter *et al.* 2002, Garbulsky *et al.* 2011, Garbulsky *et al.* 2013). En particular, mis resultados muestran que la forma de la relación entre IRF y EUR (EURf y EURa) no cambia debido a la escala de análisis como tampoco el potencial de estimación de la EURa; sin embargo, el IRF pierde capacidad de predicción cuando se utiliza para estimar la EURa para intervalos de tiempo mayores a 35 días.

4.4.1 El IRF como estimador de la EURf a escala de planta

A escala de planta individual, el IRF promedio fue un buen indicador de las condiciones de estrés que sufren las plantas, dada su variación frente a las distintas situaciones de disponibilidad de recursos (Figura 4.1). A su vez, el IRF fue un muy buen estimador tanto de la tasa de fotosíntesis neta, como de la EURf (Figura 4.2). El IRF fue capaz de detectar las variaciones de la EURf debidas a cambios en la disponibilidad de nutrientes, observándose una mayor EURf en plantas fertilizadas con nitrógeno y fósforo; así como también una menor EURf en plantas bajo sequía. En este sentido, aumentos del IRF (es decir de la EUR) debidos a una mayor disponibilidad de nitrógeno ya habían sido documentados previamente (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1995, Filella *et al.* 1996, Gamon *et al.* 1997, Gamon *et al.* 2001, Strachan *et al.* 2002); pero existe cierta controversia relacionada a cambios del IRF debido a déficit hídrico. Se han observado cambios del IRF frente a déficit hídricos moderados (Peñuelas *et al.* 1997b) pero no cuando el déficit hídrico fue severo (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1997b, Peguero-Pina *et al.* 2008). En este estudio, el IRF detectó reducciones de la EUR debido a la sequía; a pesar de un déficit hídrico que se correspondió con un contenido hídrico gravimétrico de 60% de la capacidad de campo durante los 50 días de experimento. A su vez, este es el primer estudio que evaluó el efecto de la inundación sobre el IRF y su capacidad de estimación de la EURf para especies que no son acuáticas como el caso de *Paspalum dilatatum* (Poir.), observándose que los valores de IRF y EURf bajo inundación se asociaron de igual manera que las mismas plantas bajo otras condiciones. Es decir que la inundación parcial no modificó la relación entre el IRF y el EURf.

Al comparar mis resultados con los hallados en la revisión bibliográfica y el meta análisis realizado por Garbulsky *et al.* (2011) encontramos que, para la escala de planta, la relación entre el IRF y la EUR es lineal en ambos casos y los coeficientes de correlación entre el IRF y la EUR de vegetación herbácea (cultivos) variaron entre 0.4 y 0.75; valores que incluyen al valor observado en este estudio que fue de 0.55 (Figura 4.3). Por otro lado, mi trabajo de tesis al incorporar variaciones en la disponibilidad de recursos hídricos y de nutrientes que se tradujeron en cambios de la EURf demostró que, mediante la misma ecuación, fue posible estimar la EURf a partir del IRF independientemente de la disponibilidad de recursos considerada.

4.4.2 El IRF como estimador de la EURa a escala de canopeo de pastizal

A escala de canopeo de pastizal, el IRF promedio también fue indicador de las condiciones de estrés del ambiente. Por ejemplo, en otoño se observaron mayores valores promedio de IRF en los canopeos regados y fertilizados con respecto a los canopeos sólo regados y bajo sequía (indicando un estrés por nutrientes); y mayores valores en los canopeos no defoliados; lo que indicaría un efecto positivo de la fertilización y un efecto negativo de la defoliación sobre el IRF (Figura 4.4 A). En primavera-verano en cambio, se observó un efecto negativo de la sequía sobre el IRF con respecto a los canopeos regados (no se observó efecto de la fertilización), indicando una situación de estrés cuyo efecto negativo se ve aliviado por la defoliación (Figura 4.4 B). Estos resultados sugieren que la EURa de estos pastizales es distinta según la estación de año que se considera (debido a los valores distintos de IRF observados); siendo en promedio mayor en otoño que en primavera-verano (Figura 4.4) y que las

diferencias son más marcadas en situaciones de mayor disponibilidad hídrica y de nutrientes.

Por su parte, aumentos del IRF como consecuencia de una mayor disponibilidad de nitrógeno ya han sido documentados (Filella *et al.* 1996, Gamon *et al.* 1997, Gamon *et al.* 2001, Strachan *et al.* 2002); así como valores bajos como consecuencia de un déficit hídrico (Gamon *et al.* 1992, Strachan *et al.* 2002). Sin embargo, en la bibliografía los valores de IRF en situación de estrés hídrico suelen no alinearse en la relación IRF-EUR cuando el estrés es severo (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1997b, Peguero-Pina *et al.* 2008), probablemente por cambios en la arquitectura del canopeo y mayor proporción de biomasa seca en pie; o mayor proporción de cobertura de suelo desnudo.

El IRF resultó un buen estimador de la EURa para períodos de 0-15, 21-25 y 28-35 días (Figura 4.5: A, B, C) independientemente del gradiente de disponibilidad de recursos, desde canopeos fertilizados y regados a canopeos bajos sequía. Sin embargo, al incluir períodos de 42, 48 y 57 días, el IRF pierde la capacidad de explicar la variación de la EURa (Figura 4.5: D), probablemente debido a interferencia del material seco en pie (ya sea su proporción y/o distribución vertical) en la señal de IRF. Influencias de la arquitectura del canopeo (distribución de ángulos foliares), ángulos de visión y efecto del suelo ya habían sido documentadas por Barton y North (2001). En este sentido, surge como interesante continuar el estudio del efecto de la arquitectura del canopeo sobre la señal de IRF, en particular discriminar el efecto del índice de área foliar, la proporción de material seco en pie y su distribución vertical en el canopeo. La disponibilidad de recursos no afectó la capacidad de estimación de la EURa a partir del IRF para ninguno de los períodos, inferiores a 35 días post-defoliación evaluados. Por lo tanto, esta tesis muestra que a escala de canopeo es posible utilizar el IRF como estimador de la EURa inclusive en situaciones de sequía. En este sentido, hay evidencia contradictoria con respecto al uso del IRF como estimador de la EUR en condiciones de sequía. Mientras que hay estudios que muestran que IRF no es un buen estimador de la EUR bajo dichas situaciones (Gamon *et al.* 1992, Peñuelas *et al.* 1997b, Peguero-Pina *et al.* 2008), hay otros que sí lo demuestran (Peguero-Pina *et al.* 2008) aún bajo condiciones de déficit hídrico severo.

El hecho de poder estimar la eficiencia de uso de la radiación o procesos fotosintéticos a partir de un índice espectral como el IRF allana el camino y permite el uso de sensores remotos para su estimación. Al respecto, existen evidencias de estimaciones de la EUR a partir de sensores remotos para bosques y/o forestaciones (Drolet *et al.* 2005, Drolet *et al.* 2008, Garbulsky *et al.* 2008, Garbulsky *et al.* 2011, Garbulsky *et al.* 2013); sin embargo no hay evidencia de su uso en pastizales. Hasta el momento, para canopeos o ecosistemas similares se ha evidenciado una asociación lineal positiva significativa entre el IRF y el intercambio neto de carbono a nivel foliar ($R^2=0,46$) formulada para pastizales semiáridos (Black y Guo 2008). Sin embargo, dicha relación surge de mediciones en una misma fecha a lo largo de una transecta en el espacio. Es decir, que en esta tesis se presenta por primera vez la relación entre el IRF y la EURa para un canopeo de pastizal, considerando un gradiente de disponibilidad de recursos (ya sea hídrico y de nutrientes), dos estaciones de activo crecimiento y el efecto de la defoliación; todas características presentes en los pastizales con uso ganadero. Al considerar las ecuaciones generadas en esta tesis, se podría estimar la EURa a partir del IRF obtenido mediante sensores remotos, lo que permitiría monitorear la EURa a distintas escalas espaciales y temporales. No obstante, es necesario poner a prueba la capacidad de predicción de la EURa de pastizales por parte del IRF estimado a partir de sensores remotos montados en satélites y aviones en vez de sensores de mano.

4.4.3 Variación temporal del IRF y su relación con la disponibilidad de recursos

Con respecto a la dinámica temporal del IRF, se observa que a escala de planta individual este disminuye al transcurrir los días post-defoliación (Figura 4.3) y dicha reducción podría estar asociada a la senescencia, como ya fuera observado por Strachan *et al.* (2002) para un cultivo de maíz. Por otra parte, se observó que las plantas defoliadas presentaron mayores valores de IRF que las plantas no defoliadas, lo que resulta novedoso y difícil de comparar con la bibliografía existente dado que es la primera vez que se evalúa el efecto de la defoliación sobre el IRF. Por un lado, los mayores valores de IRF podrían estar asociados a un efecto rejuvenecedor de la defoliación, generando un canopeo con hojas más jóvenes (o mayor proporción de hojas jóvenes), que eventualmente presentan mayor fotosíntesis que un canopeo no defoliado, y por otro lado un retraso de la senescencia o menor cantidad de hojas secas en pie en relación a una planta no defoliada, lo que permite una señal de reflectancia (de la longitud de onda de 531 nm) más clara y con mayor fuerza con respecto a los canopeos no defoliados.

A escala de canopeo se puede observar que en el otoño, al igual que a escala de planta, el IRF disminuye al aumentar el tiempo post-defoliación; con excepción de los canopeos fertilizados que mantienen sus valores a lo largo del período (Figura 4.7). Nuevamente, dicha reducción podría indicar un aumento en el material seco en pie que afecte al IRF. Por el contrario, en primavera-verano se observa un efecto positivo de la defoliación sobre el IRF, manteniendo valores más altos que los canopeos no defoliados durante la mayor parte del período (Figura 4.7). Nuevamente, esto indicaría la presencia de tejido verde y más joven que determinaría una mayor eficiencia fotosintética del canopeo, inclusive en el tiempo cero (día de defoliación) dado que la medición fue luego de la defoliación. Como consecuencia de la defoliación, se removieron inflorescencias secas y material seco en pie que rejuveneció el canopeo.

Finalmente, y a modo de resumen de este capítulo, se puede concluir que se rechaza la hipótesis 3.1, dado que la forma de la relación IRF-EUR (EURf y EURa) no fue sensible a los cambios de escala, encontrándose una relación lineal positiva tanto a escala de planta como a escala de canopeo de pastizal. Además el IRF resultó ser un buen indicador de la EURf a escala de planta y de la EURa a escala de canopeo de pastizal, explicando un 55% y un 78% de la variación de la EURf y EURa, respectivamente. Se cumple la hipótesis 3.2 dado que la relación IRF-EURf e IRF-EURa no se ve afectada por cambios en la disponibilidad de recursos (hídricos y de nutrientes), tanto a escala de planta como de canopeo de pastizal. Sin embargo, es necesario considerar el período para el cual se quiere estimar la EURa. De todas maneras, el potencial de uso del IRF como estimador de la EUR sigue siendo muy promisorio; por lo que se deberá profundizar la investigación en aquellas condiciones donde el índice baja su potencial de estimación, como por ejemplo considerar otras variables que puedan modificar la señal tales como el material seco en pie y su distribución, la presencia de suelo desnudo, y/o la arquitectura del canopeo.

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

En esta tesis estudié cómo variaciones en la disponibilidad de recursos (provocadas por la fertilización, la sequía y/o la inundación) modifican la dinámica del crecimiento post-defoliación durante el período de rebrote tanto a escala de planta individual como del canopeo de un pastizal. El estudio se realizó mediante dos aproximaciones, la tasa de crecimiento relativo (TCR) propuesta por Evans (1972), Hunt (1982) y Hunt *et al.* (2002) para la escala de planta y el modelo ecofisiológico de Monteith (1972, 1981) para la escala de canopeo de pastizal. A partir de ambos abordajes fue posible comprender los mecanismos morfológicos y fisiológicos que explicaron la recuperación del crecimiento durante el período de rebrote correspondiente a cada escala. Además, para ambas escalas se evaluó el uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) como estimador de la eficiencia fotosintética de uso de la radiación (EURf) y eficiencia de uso de la radiación (EURa). A continuación se discuten los resultados más destacados de cada capítulo en conjunto.

5.1.1 La tolerancia a la herbivoría según el modelo del “Recurso Limitante”

Uno de los resultados más interesantes del capítulo II de esta tesis fue el análisis de la respuesta de tolerancia a la herbivoría por parte de *Paspalum dilatatum* bajo situaciones de fertilización, inundación o sequía en relación a la situación control (riego), a la luz de los tres modelos propuestos en la literatura científica. El modelo de “Hipótesis de compensación continua”, CCH (Maschinski y Whitham, 1989), donde la tolerancia a la herbivoría es mayor cuanto mayor es la disponibilidad de recursos; el “modelo de la tasa de crecimiento”, GRM (Hilbert *et al.*, 1981; Oosterheld y McNaughton, 1991) donde la tolerancia a la herbivoría es mayor en ambientes con restricciones en la disponibilidad de recursos; y por último, el “modelo del recurso limitante”, LRM (Wise y Abrahamson, 2005) donde el grado de tolerancia a la herbivoría depende de si el recurso focal limita el *fitness* en ausencia de herbivoría, y del efecto de la herbivoría sobre la disponibilidad y/o adquisición del recurso focal, o sobre la disponibilidad y/o adquisición de un recurso alternativo.

Las respuestas de tolerancia a la herbivoría se enmarcaron mejor con las predicciones del modelo de LRM, en donde una mayor disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y fósforo no modificaron la respuesta en tolerancia a la herbivoría, pero sí cambios en la disponibilidad hídrica, como sequía, determinando una mayor tolerancia (Figura 2.10). No obstante, lo más novedoso de este análisis fue el ejercicio de uso de las claves dicotómicas del modelo LRM para el caso de plantas bajo inundación parcial. Según el modelo, las plantas de *Paspalum dilatatum* inundadas en esta tesis alcanzarían una respuesta de “igual tolerancia a la herbivoría” que las plantas control no inundadas; sin embargo esta no fue la respuesta observada en dichas plantas. En esta tesis se observó una mayor tolerancia a la herbivoría de las plantas inundadas parcialmente con respecto a las no inundadas, demostrando que las predicciones establecidas por el modelo no permiten caracterizar la respuesta de tolerancia en dicha situación. A mi entender, esta es la primera vez que se utiliza el modelo LRM para analizar la tolerancia de plantas en situación de inundación, por lo que resultaría muy interesante incorporar alternativas de respuesta que consideren a situaciones tales como la inundación, ya sea parcial y/o total; lo que determinaría cambios en la disponibilidad y/o acceso al oxígeno como recurso focal. La importancia del oxígeno como recurso focal y su impacto sobre el *fitness* dependerá de la tolerancia de las especies a la inundación, de la intensidad de la herbivoría, y de la intensidad y duración de la inundación. La incorporación de más alternativas de respuesta dentro de las claves dicotómicas del modelo LRM contribuirá a profundizar la comprensión de los

mecanismos que modulan la tolerancia a la herbivoría, en particular a la defoliación, bajo un espectro más amplio de condiciones ambientales.

5.1.2 ¿Cuál es la importancia relativa de los componentes morfológicos y fisiológicos?

En la tesis se muestran cambios de la TCR a escala de planta individual (Capítulo II) y de la PPNA a escala de canopeo de pastizal (Capítulo III) en respuesta a cambios en la disponibilidad de recursos y su interacción con la defoliación. Como era esperable, a mayor disponibilidad de recursos, mayor fue la TCR o PPNA según la escala analizada. Por ejemplo, a escala de planta individual la fertilización aumentó la TCR en un 90%, la inundación parcial lo hizo en un 13%, similarmente a lo observado por Loreti *et al.* (1994) e Insausti *et al.* (2001), mientras que la sequía la redujo en un 64%. Por su parte, la fertilización aumentó la PPNA del pastizal entre un 70% y un 80% tanto en otoño como en primavera-verano como evidenciaron también Bélanger *et al.* (1992), Hamilton III *et al.* (1998) y Turner *et al.* (1997), mientras que la sequía la redujo entre un 50% y un 40% en otoño y primavera-verano respectivamente. En este sentido cabe preguntarse cuánto de la variación de la TCR y/o la PPNA en respuesta a la disponibilidad de recursos se debe a cambios del componente morfológico y/o del componente fisiológico; en otras palabras: ¿cuál es la importancia relativa del componente morfológico y fisiológico en ambas escalas? ¿La importancia relativa de los componentes se ve modificada por la disponibilidad de recursos? ¿Y por la defoliación?

En el caso de la TCR, la respuesta a dichas preguntas se obtiene a partir de los coeficientes de respuesta en crecimiento (CRC), que indican cómo la diferencia proporcional en alguno de los componentes de la TCR (AFR o TAN) escala con la diferencia proporcional observada en la TCR (Poorter y Van der Werf 1998). De esta manera, se observó que para las plantas no defoliadas, la caída de la TCR promedio en situaciones de sequía estuvo asociada principalmente a reducciones de la TAN (Figura 5.1), mientras que la duplicación de la TCR promedio en respuesta a la fertilización y el aumento marginal en respuesta a la inundación parcial (Figura 5.1) estuvieron asociados en mayor medida a cambios del AFR. Es decir, que la importancia relativa del componente morfológico fue mayor para explicar aumentos de la TCR promedio debido a la fertilización o la inundación; mientras que en situaciones de sequía el cambio relativo del componente fisiológico fue más importante (Figura 5.1).

Al considerar la defoliación, la misma determina un aumento de la importancia relativa de la TAN. Ahora bien, si comparamos la contribución relativa del AFR y la TAN a la TCR de las plantas defoliadas fertilizadas, inundadas o bajo sequía con respecto a las plantas defoliadas control (regadas) observamos que: la fertilización casi cuadruplica la TCR de las plantas defoliadas y dicha respuesta presentó una contribución relativa similar del AFR ($CRC_{AFR}=0,44$) y la TAN ($CRC_{TAN}=0,56$) lo que significa que aumentó la importancia relativa del componente morfológico con respecto a la situación control; la inundación duplica la TCR debido a que duplica la TAN ($CRC_{TAN}=0,98$) mientras que la sequía, reduce la TCR en un 60%, explicada por reducciones del AFR ($CRC_{AFR}=0,36$) y la TAN; siendo más importantes las reducciones de la TAN ($CRC_{TAN}=0,64$).

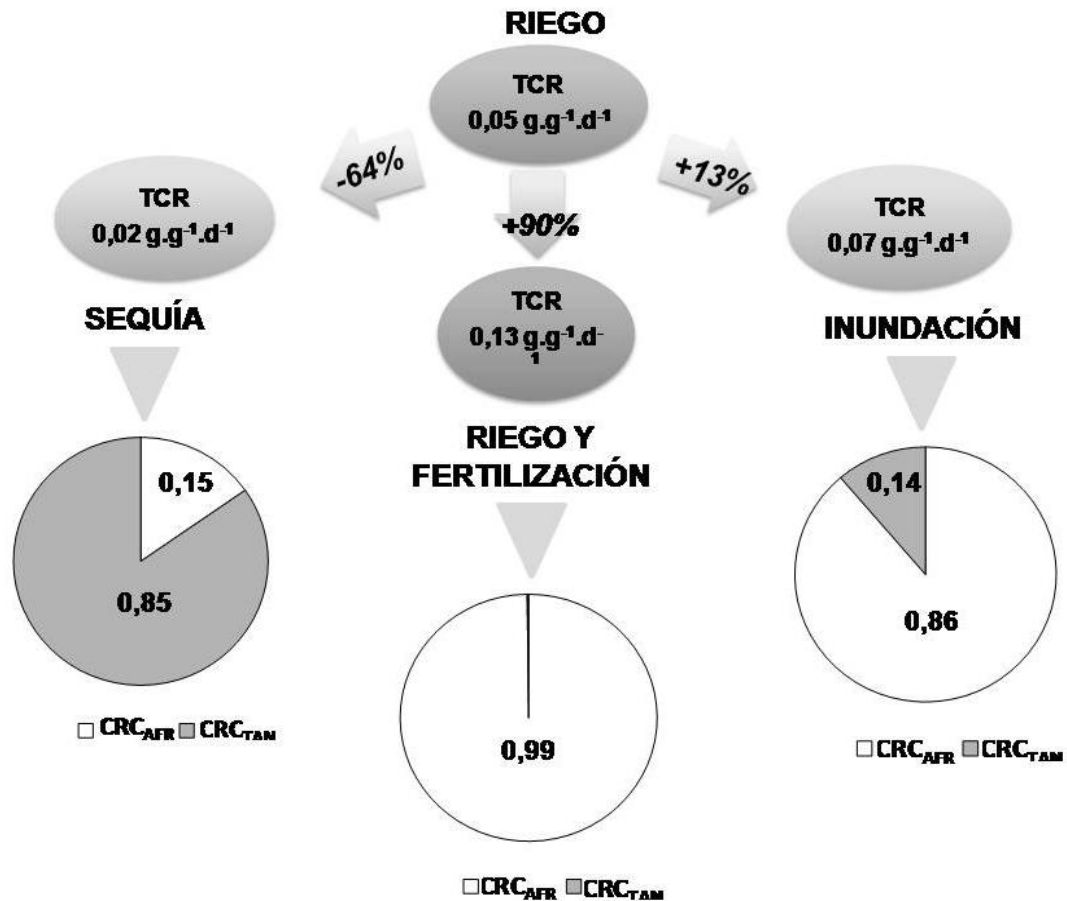


Figura 5.1: Esquema del cambio relativo de la TCR de plantas de *Paspalum dilatatum* según la disponibilidad de recursos (fertilización y riego, inundación y sequía) en relación al testigo (riegue) y contribución relativa de los componentes morfológico y fisiológico que explican dicha variación de la TCR. La contribución relativa de los componentes se expresa mediante los coeficientes de respuesta de crecimiento del área foliar relativa (CRC_{AFR}) y de la tasa de asimilación neta (CRC_{TAN}). La sumatoria de los CRC debe dar un valor \sim a uno.

Resumiendo, la disponibilidad de recursos modifica la importancia relativa de los componentes morfológicos y fisiológicos para explicar los cambios de la TCR; observándose una mayor importancia del AFR en respuesta a la fertilización o inundación y de la TAN en respuesta a sequía. Por su parte, la defoliación aumenta la importancia relativa de la TAN. Por lo tanto, la interacción de la disponibilidad de recursos con la defoliación determina un nuevo balance entre los componentes morfológico y fisiológico que explican los cambios de la TCR; lo que determina que para plantas defoliadas y fertilizadas la importancia de ambos componentes sea similar, mientras que el componente fisiológico es más importante para plantas defoliadas inundadas parcialmente o bajo sequía.

Con respecto al cambio de la PPNA del pastizal, el aumento de la misma debido a la fertilización está explicado tanto por aumento relativo de la fRFAA en ambas estaciones de crecimiento como por la EURa en otoño (Figura 5.2). Una mayor fRFAA se traduce no sólo en un aumento de la absorción de radiación instantánea por mayor área foliar verde; sino que también resulta en mayor área foliar verde expuesta durante el tiempo de rebrote. Por su parte, la caída de la PPNA debido a sequía está explicada por cambios

de la EURa en otoño y principalmente por cambios de la fRFAA en ambas estaciones de crecimiento (Figura 5.2). Es decir que la fRFAA se ve afectada tanto por cambios en la disponibilidad hídrica como de nutrientes, siendo el cambio relativo más importante debido a la sequía. Mientras que el cambio relativo de la EURa fue más importante en respuesta a la fertilización.

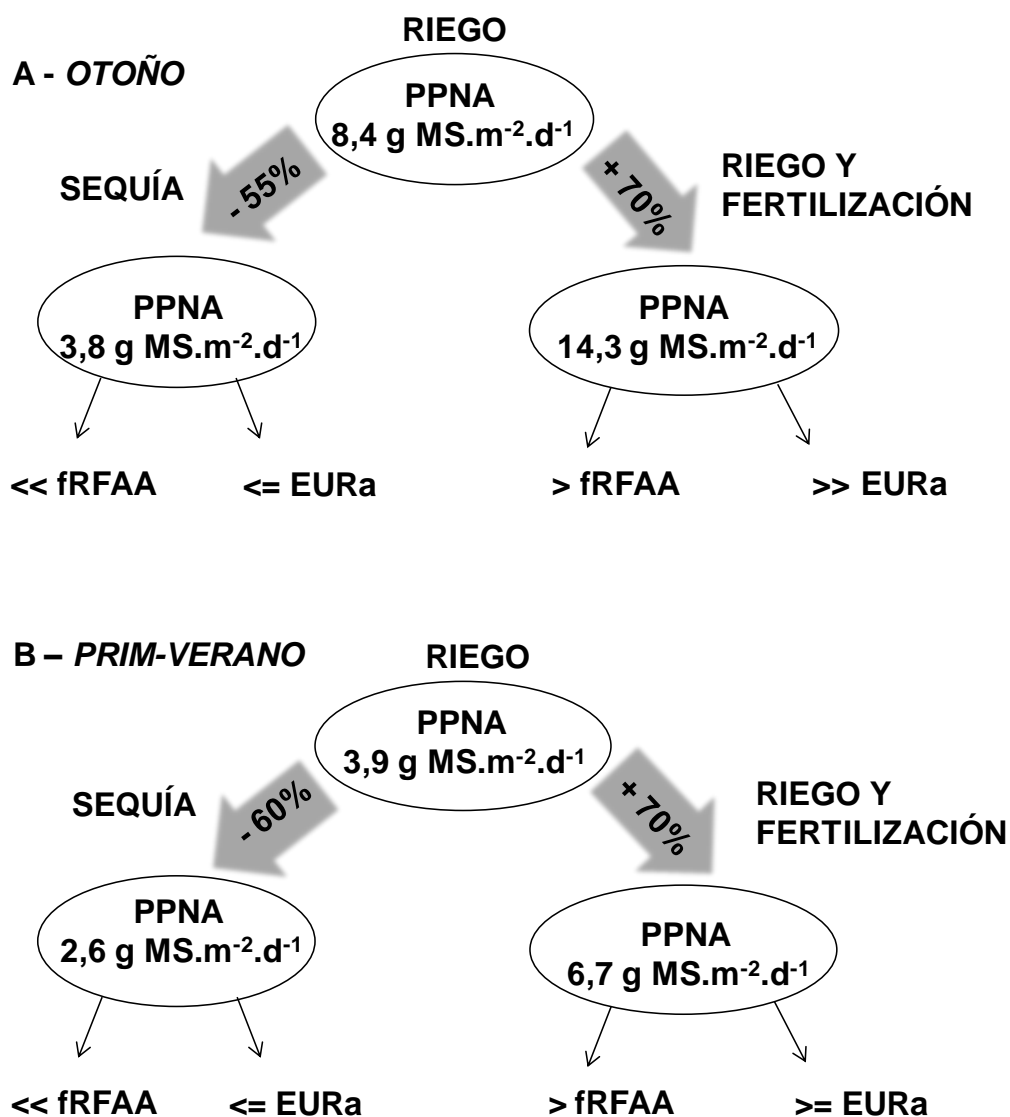


Figura 5.2: Esquema del cambio relativo de la PPNA promedio (g MS.m⁻².d⁻¹) de un canopeo de pastizal en (A) otoño y (B) primavera-verano debido a la variación en la disponibilidad de recursos (fertilización y riego, y sequía) en relación al testigo (riego); y contribución relativa cualitativa de los componentes morfológico (fRFAA) y fisiológico (EURa) que explican el cambio de la PPNA.

Ahora bien, cuando además del cambio en la disponibilidad hídrica o de nutrientes que puede ocurrir en los pastizales, se le suma la defoliación; los resultados sugieren que la importancia relativa de los componentes morfológicos y fisiológicos para explicar la PPNA se ve alterada. Entonces, el aumento de la PPNA de canopeos defoliados fertilizados en otoño se debe a aumentos relativos similares tanto de la fRFAA como de la EURa, mientras que en primavera-verano fue más importante el cambio relativo de la EURa. Por el contrario, la menor PPNA de canopeos defoliados bajo sequía se debe en otoño principalmente a cambios de la EURa; mientras que en primavera-verano a una menor fRFAA. Es decir que la importancia relativa de la fRFAA y la EURa para explicar la PPNA dependen no sólo del tipo de recurso que limite o promueva el crecimiento; sino que también de su interacción con la defoliación.

A su vez, la diferencia entre estaciones de crecimiento puede deberse, por un lado, al sentido del cambio de temperatura, mientras que en otoño la misma disminuye, lo que favorece a la EURa; en primavera-verano la temperatura va en aumento lo que reduciría la EURa con respecto a los valores observados en otoño para cada tratamiento de disponibilidad de recursos. Además, una mayor temperatura determina una aceleración en los procesos y probablemente un anticipo de la senescencia. Por otro lado, en otoño es muy importante el aporte de la especie raigrás anual (con síndrome fotosintético C3) a la PPNA en general y a la fRFAA en particular; mientras que en primavera-verano; aumenta la importancia relativa de especies de síndrome fotosintético C4, en su mayoría rastreras que afectan la distribución vertical de hojas verdes (más hojas verdes en la base del canopeo) y por consiguiente la fRFAA.

5.1.3 Patrones temporales del AFR y la fRFAA durante el período de rebrote

Al analizar los patrones temporales de los componentes morfológicos y fisiológicos durante el período de rebrote surge como interesante compararlos entre las dos escalas abordadas: planta individual y canopeo de pastizal. En primer lugar, tanto el AFR como la fRFAA de plantas y canopeos defoliados, respectivamente, restablecen sus valores, es decir que alcanzan los valores de sus controles no defoliados, alrededor de los 21 días post-defoliación para situaciones de fertilización y riego, 28 días para situaciones de riego o inundación (este último sólo medido en plantas individuales); y no lo restablecen en situaciones de sequía; por lo menos no durante el período evaluado post-defoliación (Figura 5.3).

El impacto de la disponibilidad de recursos y su interacción con la defoliación sobre el patrón de restablecimiento del componente morfológico fue similar para ambas escalas de análisis; si bien la magnitud del efecto fue distinta según la escala de análisis y la estación de crecimiento analizada en el pastizal.

Por su parte, la disponibilidad de recursos y la defoliación no impactaron de igual manera sobre los patrones temporales de los componentes fisiológicos; ya sea la TAN o la EURa. Mientras que la defoliación presentó un efecto promotor de la TAN al inicio del período post-defoliación para todas las situaciones de disponibilidad de recursos; presentó un efecto neutro sobre la EURa independientemente de la disponibilidad de recursos y estación de crecimiento. A su vez, la EUR presentó mayores valores durante fechas intermedias en canopeos fertilizados y regados en ambas estaciones de crecimiento, en canopeos regados en otoño y no se observaron diferencia en canopeos bajo sequía.

Por último, resulta interesante destacar que los patrones temporales de los componentes morfológicos y fisiológicos de ambas escalas de análisis no están acoplados temporalmente durante el período de rebrote. A partir de los resultados de esta tesis, se conoce la ocurrencia de dicho desacople a escala temporal semanal, durante el período de rebrote, y que la ocurrencia del desacople depende de la disponibilidad de recursos durante dicho período.

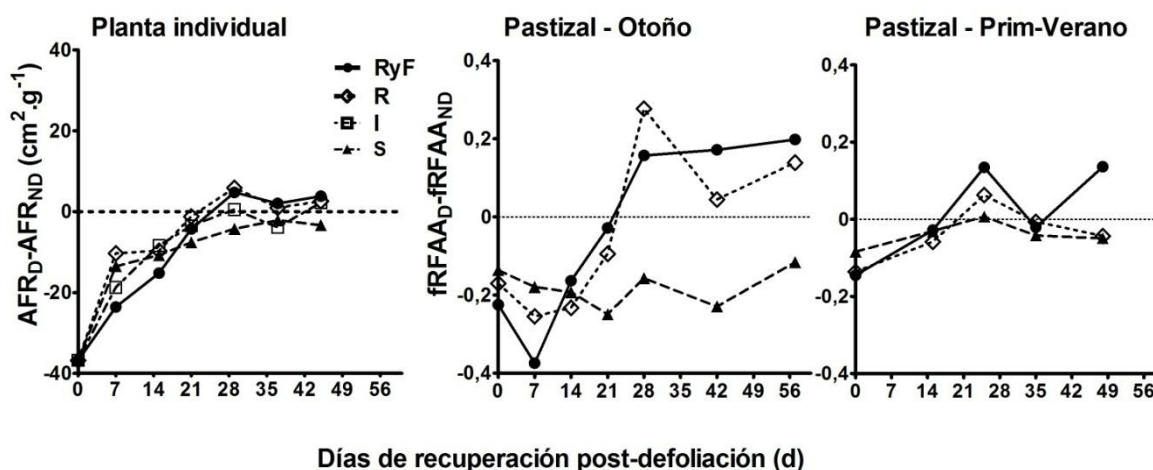


Figura 5.3: Diferencia entre el AFR de plantas defoliadas y no defoliadas y diferencia entre la fRFAA de canopeos de pastizal defoliados y no defoliados de otoño y primavera-verano durante el período de recuperación post-defoliación evaluado. La línea punteada representa el cero, donde se igualan los valores de AFR y fRFAA defoliados y no defoliados para cada situación de disponibilidad de recursos: riego y fertilización (RyF, círculo lleno, línea llena), riego (R, rombo blanco, línea punteada), inundación (I, cuadrado blanco, línea punteada) y sequía (S, triángulo negro, línea rayada).

5.1.4 El IRF y su capacidad de predicción de la EUR

Por último, en la tesis demostré que el IRF es un buen estimador de la EURf a escala de planta individual (Figura 4.2) de la EURa para canopeo de pastizal (Figuras 4.5 y 4.6). La disponibilidad de recursos no afectó la relación para ninguna de las escalas evaluadas, pero sí lo hizo el período de tiempo considerado para la estimación. En este sentido, a escala de canopeo, períodos superiores a 35 días disminuyen la capacidad de estimación de la EURa por parte del IRF. Estos resultados ponen en evidencia la capacidad del IRF para estimar la EURa bajo condiciones con distinta disponibilidad de recursos y defoliación en conjunto. Hasta el momento se han hecho avances en la estimación de la EUR a partir del IRF obtenido de imágenes satelitales pero sólo en bosques (Drolet *et al.* 2008, Garbulsky *et al.* 2011, Peñuelas *et al.* 2011). Los resultados presentados en esta tesis para la comunidad B de la Pampa Deprimida (Burkart *et al.* 1990) son promisorios a la hora de desarrollar como herramienta el uso del IRF obtenido de imágenes satelitales como estimador de la EURa de estos y otros pastizales y recursos forrajeros en general; sin embargo es fundamental planear las validaciones

necesarias para diferentes tipos de ambientes y estaciones del año. De esta manera se considerará el efecto del ciclo de crecimiento de las especies, la variación temporal de variables ambientales como la temperatura y la cantidad de radiación incidente; los cambios de ángulo de incidencia de la radiación solar, cenital y acimutal, y la relación y efecto de dichas variables con el IRF obtenido a partir de sensores remotos.

5.1.5 Conclusiones generales

Los avances presentados en esta tesis permiten mejorar la comprensión de cómo la disponibilidad de recursos y su interacción con la defoliación afectan el proceso de rebrote, ya sea a escala de planta individual como de canopeo de pastizal. A su vez permitieron discriminar la importancia relativa de los componentes morfológicos y fisiológicos para explicar dicha respuesta y caracterizar la dinámica post-defoliación de los mismos. Asimismo, se probó que el IRF es buen estimador de la EUR (ya sea EURf o EURa) independientemente de la escala de observación (planta individual o canopeo) y de la disponibilidad de recursos, generándose las ecuaciones específicas correspondientes para estimar la EURf y EURa a partir del IRF para cada escala (*i.e.*: plantas individuales de *Paspalum dilatatum* y pastizal de la comunidad B de la Pampa Deprimida) y tiempo de rebrote.

BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P., D. Raff, y W. Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* **128**:465-479.
- Akmal, M., y M. J. J. Janssens. 2004. Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting water and nitrogen supplies. *Field Crops Research* **88**:143-155.
- Alcaraz-Segura, D., J. Paruelo, y J. Cabello. 2009. Baseline characterization of major Iberian vegetation types based on the NDVI dynamics. *Plant Ecology* **202**:13-29.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama, y C. Rodriguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* **179**:83-91.
- Asner, G. P. 1998. Biophysical and Biochemical Sources of Variability in Canopy Reflectance. *Remote Sensing of Environment* **64**:234-253.
- Baret, F., y G. Guyot. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environment* **35**:161-173.
- Barton, C. V. M., y P. R. J. North. 2001. Remote sensing of canopy light use efficiency using the photochemical reflectance index: Model and sensitivity analysis. *Remote Sensing of Environment* **78**:264-273.
- Bélanger, G., F. Gastal, y G. Lemaire. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science* **32**:1371-1376.
- Bélanger, G., F. Gastal, y F. R. Warembourg. 1994. Carbon balance of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb): effects of nitrogen fertilization and the growing season. *Annals of Botany* **74**:653-659.
- Black, S. C., y X. Guo. 2008. Estimation of grassland CO₂ exchange rates using hyperspectral remote sensing techniques. *International Journal of Remote Sensing* **29**:145-155.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin Iii, y H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 16:363-392.
- Briggs, J. M., y A. K. Knapp. 1995. Interannual Variability in Primary Production in Tallgrass Prairie: Climate, Soil Moisture, Topographic Position, and Fire as Determinants of Aboveground Biomass. *American Journal of Botany* **82**:1024-1030.
- Burkart, S. E., R. J. C. León, y C. P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs As) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* **30**:27-69.
- Collino, D. J., J. L. Dardanelli, R. Sereno, y R. W. Racca. 2001. Physiological responses of argentine peanut varieties to water stress.: Light interception, radiation use efficiency and partitioning of assimilates. *Field Crops Research* **70**:177-184.
- Cristiano, P. M., G. Posse, C. M. Di Bella, y T. Boca. 2012. Influence of contrasting availabilities of water and nutrients on the radiation use efficiency in C3 and C4 grasses. *Austral Ecology* **37**:323-329.
- Chapin, F. S., y M. Slack. 1979. Effect of Defoliation Upon Root Growth, Phosphate Absorption and Respiration in Nutrient Limited Tundra Graminoids. *Oecologia* **42**:67-79.
- Chapin, F. S., y S. J. McNaughton. 1989. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti Plains. *Oecologia* **79**:551-557.

- Chaves, M. M., J. P. Maroco, y J. S. Pereira. 2003. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* **30**:239-264.
- Cheng, X., Y. Luo, B. Su, P. S. J. Verburg, D. Hui, D. Obrist, J. A. Arnone III, D. W. Johnson, y R. D. Evans. 2009. Responses of net ecosystem CO₂ exchange to nitrogen fertilization in experimentally manipulated grassland ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**:1956-1963.
- Demmig-Adams, B., K. Winter, K. A., y F. C. Czygan. 1989. Light stress and photoprotection related to the carotenoid zeaxanthin in higher plants. . Pages 375-391 *in* B. WR., editor. *Photosynthesis*. Alan R. Liss, Inc. , New York.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C. W. Robledo. 2012. InfoStat.
- Drolet, G. G., K. F. Huemmrich, F. G. Hall, E. M. Middleton, T. A. Black, A. G. Barr, y H. A. Margolis. 2005. A MODIS-derived photochemical reflectance index to detect inter-annual variations in the photosynthetic light-use efficiency of a boreal deciduous forest. *Remote Sensing of Environment* **98**:212-224.
- Drolet, G. G., E. M. Middleton, K. F. Huemmrich, F. G. Hall, B. D. Amiro, A. G. Barr, T. A. Black, J. H. McCaughey, y H. A. Margolis. 2008. Regional mapping of gross light-use efficiency using MODIS spectral indices. *Remote Sensing of Environment* **112**:3064-3078.
- Durand, J.-L., B. Onillon, H. Schnyder, y I. Rademacher. 1995. Drought effects on cellular and spatial parameters of leaf growth in tall fescue. *Journal of Experimental Botany* **46**:1147-1155.
- Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California. pp:734.
- Evans, J. R., y E. Edwards. 2001. Nutrient uptake and use in plant growth. Pages 75-81 *in* Net Ecosystem Exchange CRC Workshop Proceedings.
- Fernández Grecco, R., A. E. Mazzanti, y H. Echeverría. 1995. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de forraje de un pastizal natural de la pampa deprimida bonaerense. *Memorias XIV Reunión Latinoamericana de Producción Animal*. 19° Congreso Argentino de Producción Animal. Mar del Plata. Argentina:173-176.
- Ferraro, D. O., y M. Oesterheld. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* **98**:125-133.
- Field, C. B., y H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *in* G. TJ., editor. *On the economy of form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Field, C. B., J. T. Randerson, y C. M. Malmström. 1995. Global net primary production: Combining ecology and remote sensing. *Remote Sensing of Environment* **51**:74-88.
- Filella, I., T. Amaro, J. L. Araus, y J. Peñuelas. 1996. Relationship between photosynthetic radiation-use efficiency of barley canopies and the photochemical reflectance index (PRI). *Physiologia Plantarum* **96**:211-216.
- Filella, I., A. Porcar-Castell, S. Munné-Bosch, J. Bäck, M. F. Garbalsky, y J. Peñuelas. 2009. PRI assessment of long-term changes in carotenoids/chlorophyll ratio and short-term changes in de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. *International Journal of Remote Sensing* **30**:4443-4455.
- Frank, D. A., y S. J. McNaughton. 1993. Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia* **96**:157-161.

- Fredeen, A. L., I. M. Rao, y N. Terry. 1989. Influence of Phosphorus Nutrition on Growth and Carbon Partitioning in Glycine max. *Plant Physiology* **89**:225-230.
- Gamon, J., C. B. Field, A. Fredeen, y S. Thayer. 2001. Assessing photosynthetic downregulation in sunflower stands with an optically-based model. *Photosynthesis Research* **67**:113-125.
- Gamon, J. A., C. B. Field, W. Bilger, O. Björkman, A. L. Fredeen, y J. Peñuelas. 1990. Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* **85**:1-7.
- Gamon, J. A., J. Peñuelas, y C. B. Field. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* **41**:35-44.
- Gamon, J. A., C. B. Field, M. L. Goulden, K. L. Griffin, A. E. Hartley, G. Joel, J. Peñuelas, y R. Valentini. 1995. Relationships Between NDVI, Canopy Structure, and Photosynthesis in Three Californian Vegetation Types. *Ecological Applications* **5**:28-41.
- Gamon, J. A., L. Serrano, y J. S. Surfus. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* **112**:492-501.
- Garbulsky, M. F., y J. M. Paruelo. 2004. Remote sensing of protected areas to derive baseline vegetation functioning characteristics. *Journal of Vegetation Science* **15**:711-720.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, D. Papale, y I. Filella. 2008. Remote estimation of carbon dioxide uptake by a Mediterranean forest. *Global Change Biology* **14**:2860-2867.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, D. Papale, J. Ardö, M. L. Goulden, G. Kiely, A. D. Richardson, E. Rotenberg, E. M. Veenendaal, y I. Filella. 2010. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* **19**:253-267.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, J. Gamon, Y. Inoue, y I. Filella. 2011. The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: A review and meta-analysis. *Remote Sensing of Environment* **115**:281-297.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, R. Ogaya, y I. Filella. 2013. Leaf and stand-level carbon uptake of a Mediterranean forest estimated using the satellite-derived reflectance indices EVI and PRI. *International Journal of Remote Sensing* **34**:1282-1296.
- Gastal, F., y G. Bélanger. 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field-grown fescue (*Festuca arundinacea* Schreb) canopies. *Annals of Botany* **72**:401-408.
- Georgiadis, N. J., R. W. Ruess, S. J. McNaughton, y D. Western. 1989. Ecological conditions that determine when grazing stimulates grass production. *Oecologia* **81**:316-322.
- Gower, S. T., C. J. Kucharik, y J. M. Norman. 1999. Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing of Environment* **70**:29-51.
- Grigera, G., M. Oesterheld, y F. Pacín. 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems* **94**:637-648.
- Hamilton III, E. W., M. S. Giovannini, S. A. Moses, J. S. Coleman, y S. J. McNaughton. 1998. Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation: compensation requires a critical [N]. *Oecologia* **116**:407-418.

- Hilbert, D. W., D. M. Swift, J. K. Detling, y M. I. Dyer. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* **51**:14-18.
- Hoffman, W. A., y H. Poorter. 2002. Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. *Annals of Botany* **80**:37-42.
- Huete, A., K. Didan, T. Miura, E. P. Rodriguez, X. Gao, y L. G. Ferreira. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* **83**:195-213.
- Hughes, A. P., y P. R. Freeman. 1967. Growth analysis using frequent small harvests. *Journal of Applied Ecology* **4**:553-560.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves*. University Park Press, Baltimore.
- Hunt, R., y J. H. C. Cornelissen. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist* **135**:395-417.
- Hunt, R., D. R. Causton, B. Shipley, y A. P. Askew. 2002. A Modern Tool for Classical Growth Analysis. *Annals of Botany* **90**:485-488.
- Insausti, P., A.A. Grimoldi, E. J. Chaneton, y V. Vasellati. 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist* **152**:291-299.
- Jones, J. W., B. Zur, y J. M. Bennet. 1986. Interactive effects of water and nitrogen stress on carbon and water vapour exchange of corn canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**:113-126.
- Jongen, M., J. o. S. Pereira, L. M. I. Aires, y C. A. o. Pio. 2011. The effects of drought and timing of precipitation on the inter-annual variation in ecosystem-atmosphere exchange in a Mediterranean grassland. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**:595-606.
- Konings, H. 1990. Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth and Productivity in Higher Plants*. SPB Academic Publishing, Dordrecht. pp:101-123.
- Lambers, H., N. Freijesen, H. Poorter, T. Hirose, y A. Van der West. 1990. Analysis of growth based on net assimilation and nitrogen productivity. Their physiological background. In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth and Productivity in Higher Plants*. SPB Academic Publishing, Dordrecht. pp:1-17.
- Lattanzi, F. A., H. Schnyder, y B. Thornton. 2004. Defoliation effects on carbon and nitrogen substrate import and tissue-bound efflux in leaf growth zones of grasses. *Plant, Cell & Environment* **27**:347-356.
- Lattanzi, F. A., H. Schnyder, y B. Thornton. 2005. The Sources of Carbon and Nitrogen Supplying Leaf Growth. Assessment of the Role of Stores with Compartmental Models. *Plant Physiology* **137**:383-395.
- LeBauer, D. S., y K. K. Treseder. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* **89**:371-379.
- Loreti, J., M. Oosterheld, y R. J. C. León. 1994. Efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre *Paspalum dilatatum*, un pasto nativo de la Pampa Deprimida. *Ecología Austral* **4**:49-58.
- Loreti, J., y M. Oosterheld. 1996. Intraspecific variation in the resistance to flooding and drought in populations of *Paspalum dilatatum* from different topographic positions. *Oecologia* **108**:279-284.

- Loreti, J., M. Oesterheld, y O. Sala. 2001. Lack of intraspecific variation in resistance to defoliation in a grass that evolved under light grazing pressure. *Plant Ecology* **157**:197-204.
- Manzur, M. 2012. Bases ecofisiológicas relacionadas con la tolerancia a la inundación y la defoliación en especies conspicuas de pastizales húmedos Escuela para Graduados Alberto Soriano, Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Marschner, H. 1995. 12 - Diagnosis of Deficiency and Toxicity of Mineral Nutrients. Pages 461-479 in *Mineral Nutrition of Higher Plants* (Second Edition). Academic Press, London.
- Maschinski, J., y T. G. Whitman. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the 25 influences of plant association, nutrient availability, and timing. . *The American Naturalist* **134**:1-19.
- McDonalds, A. J. S. 1990. Phenotypic variation in growth rate as affected by N-supply: its effects on net assimilation rate (NAR), leaf weight ratio (LWR) and specific leaf area (SLA). In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth and Productivity in Higher Plants*. SPB Academic Publishing, Dordrecht. pp:35-44.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*. Copenhagen **40**:329-336.
- McNaughton, S. J. 1984. Grazing Lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *The American Naturalist* **124**:863-886.
- McNaughton, S. J., M. Oesterheld, D. A. Frank, y K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* **341**:142-144.
- Medlyn, B. E. 1998. Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology* **18**:167-176.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala, y W. K. Lauenroth. 1988. A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist* **132**:87-106.
- Milchunas, D. G., y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs* **63**:327-366.
- Monteith, J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **9**:747-766.
- Naumann, J. C., D. R. Young, y J. E. Anderson. 2008. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. *Environmental and Experimental Botany* **63**:402-409.
- Nemani, R. R., y S. W. Running. 1989. Estimation of Regional Surface Resistance to Evapotranspiration from NDVI and Thermal-IR AVHRR Data. *Journal of Applied Meteorology* **28**:276-284.
- Nichol, C., U. Rascher, S. Matsubara, y B. Osmond. 2006. Assessing photosynthetic efficiency in an experimental mangrove canopy using remote sensing and chlorophyll fluorescence. *Trees - Structure and Function* **20**:9-15.
- Nichol, C. J., K. F. Huemmrich, T. A. Black, P. G. Jarvis, C. L. Walthall, J. Grace, y F. G. Hall. 2000. Remote sensing of photosynthetic-light-use efficiency of boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**:131-142.
- Nouvellon, Y., D. L. Seen, S. Rambal, A. Bégué, M. S. Moran, Y. Kerr, y J. Qi. 2000. Time Course of Radiation Use Efficiency in a Shortgrass Ecosystem:

- Consequences for Remotely Sensed Estimation of Primary Production. *Remote Sensing of Environment* **71**:43-55.
- Oesterheld, M., y S. J. McNaughton. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia* **77**:181-186.
- Oesterheld, M., y S. J. McNaughton. 1991a. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* **85**:305-313.
- Oesterheld, M., y S. J. McNaughton. 1991b. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* **88**:153-156.
- Oesterheld, M. 1992. Effects of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* **92**:313-316.
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin, y J. M. Paruelo. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. *in* L. R. Walker, editor. *Ecosystems of Disturbed Ground*. Elsevier Science, Oxford.
- Oesterheld, M., y M. Semmartin. 2001. Impact of grazing on species composition: Adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* **36**:881-890.
- Paruelo, J., y W. Lauenroth. 1995. Regional patterns of NDVI in North American shrublands and grasslands. *Ecology* **76**:1888-1898.
- Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth, y I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the center grassland region of the United States. *Ecology* **78**:953-958.
- Peguero-Pina, J., F. Morales, J. Flexas, E. Gil-Pelegrín, y I. Moya. 2008. Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and de-epoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia* **156**:1-11.
- Peñuelas, J., I. Filella, y J. A. Gamon. 1995. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* **131**:291-296.
- Peñuelas, J., I. Filella, J. A. Gamon, y C. B. Field. 1997a. Assessing photosynthetic radiation-use efficiency of emergent aquatic vegetation from spectral reflectance. *Aquatic Botany* **58**:307-315.
- Peñuelas, J., J. Llusia, J. Pinol, y I. Filella. 1997b. Photochemical reflectance index and leaf photosynthetic radiation-use-efficiency assessment in Mediterranean trees. *International Journal of Remote Sensing* **18**:2863 - 2868.
- Peñuelas, J., y Y. Inoue. 2000. Reflectance assessment of canopy CO₂ uptake. *International Journal of Remote Sensing* **21**:3353-3356.
- Peñuelas, J., M. F. Garbulsky, y I. Filella. 2011. Photochemical reflectance index (PRI) and remote sensing of plant CO₂ uptake. *New Phytologist* **191**:596-599.
- Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J. M. Gaillard, C. J. Tucker, y N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:503-510.
- Piñeiro, G., M. Oesterheld, y J. M. Paruelo. 2006a. Seasonal Variation in Aboveground Production and Radiation-use Efficiency of Temperate rangelands estimated through Remote Sensing. *Ecosystems* **9**:357-373.
- Piñeiro, G., J. M. Paruelo, y M. Oesterheld. 2006b. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology* **12**:1267-1284.
- Poorter, H., y C. Lewis. 1986. Testing differences in relative growth rate: A method avoiding curve fitting and pairing. *Physiologia Plantarum* **67**:223-226.
- Poorter, H. 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* **75**:237-244.

- Poorter, H. 1990. Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth and Productivity in Higher Plants*. SPB Academic Publishing, Dordrecht. pp:45-68.
- Poorter, H., y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**:553-559.
- Poorter, H., C. Remkes, y H. Lambers. 1990. Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate. *Plant Physiol.* **94**:621-627.
- Poorter, H., y E. Garnier. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* **47**:1343-1351.
- Poorter, H., y A. Van der Werf. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. . Pages 309-336 in H. P. M. M. I. V. V. H. Lambers, editor. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Poorter, H., y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**:595-607.
- Posse, G., M. Oesterheld, y C. M. DiBella. 2005. Landscape, soil and meteorological dynamics of northern flooding Pampa grassland, Argentina. *Applied Vegetation Science* **8**:49-56.
- Richards, J. H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. *Proceedings of the 17th International Grassland Congress*:85-93.
- Rodríguez, A. M., E. J. Jacobo, P. Scardaoni, y V. A. Deregibus. 2007. Effect of Phosphate Fertilization on Flooding Pampa Grasslands (Argentina). *Rangeland Ecology & Management* **60**:471-478.
- Ruimy, A., B. Saugier, y G. Dedieu. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research* **99**:5263-5283.
- Ryser, P., B. Verduyn, y H. Lambers. 1997. Phosphorus allocation and utilization in three grass species with contrasting response to N and P supply. *New Phytologist* **137**:293-302.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. León, y A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Plant Ecology* **67**:27-32.
- Schnyder, H., y R. de Visser. 1999. Fluxes of Reserve-Derived and Currently Assimilated Carbon and Nitrogen in Perennial Ryegrass Recovering from Defoliation. The Regrowing Tiller and Its Component Functionally Distinct Zones. *Plant Physiology* **119**:1423-1436.
- Sellers, P., J. Berry, G. Collatz, C. Field, y F. Hall. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* **42**:187-216.
- Sellers, P. J. 1985. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *International Journal of Remote Sensing* **6**:1335 - 1372.
- Simoes, M., y Z. Baruch. 1991. Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C4 grasses. *Oecologia* **88**:173-180.

- Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, New York. **19**:367-407.
- Strachan, I. B., E. Pattey, y J. B. Boisvert. 2002. Impact of nitrogen and environmental conditions on corn as detected by hyperspectral reflectance. *Remote Sensing of Environment* **80**:213-224.
- Strauss, S. Y., y A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:179-185.
- Striker, G. G., P. Insausti, A. A. Grimoldi, y R. J. C. LeÓN. 2006. Root strength and trampling tolerance in the grass *Paspalum dilatatum* and the dicot *Lotus glaber* in flooded soil. *Functional Ecology* **20**:4-10.
- Striker, G. G., P. Insausti, y A. A. Grimoldi. 2008. Flooding Effects on Plants Recovering from Defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. *Annals of Botany* **102**:247-254.
- Suwa, T., y H. Maherali. 2008. Influence of nutrient availability on the mechanisms of tolerance to herbivory in an annual grass, *Avena barbata* (Poaceae). *Am. J. Bot.* **95**:434-440.
- Tardieu, F. 2013. Plant response to environmental conditions: Assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in Physiology* **4**:1-11.
- Tilman, D., y A. El Haddi. 1992. Drought and biodiversity in Grasslands. *Oecologia* **89**:257-264.
- Tilman, D., y J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* **367**:363-365.
- Trotter, G. M., D. Whitehead, y E. J. Pinkney. 2002. The photochemical reflectance index as a measure of photosynthetic light use efficiency for plants with varying foliar nitrogen contents. *International Journal of Remote Sensing* **23**:1207-1212.
- Tucker, C. J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* **8**:127-150.
- Tucker, C. J., y P. J. Sellers. 1986. Satellite remote sensing of primary production. *International Journal of Remote Sensing* **7**:1395 - 1416.
- Turner, C. L., J.M. Blair, R.J. Scharz, y J. C. Neel. 1997. Soil N and Plant Responses to Fire, Topography, and Supplemental N in Tallgrass Prairie. *Ecology* **78**:1832-1843.
- Turner, D. P., S. Urbanski, D. Bremer, S. C. Wofsy, T. Meyers, S. T. Gower, y M. Gregory. 2003. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology* **9**:383-395.
- van Staaldunen, M., I. Dobarro, y B. Peco. 2010. Interactive effects of clipping and nutrient availability on the compensatory growth of a grass species. *Plant Ecology* **208**:55-64.
- Vernon, A. J., y J. C. S. Allison. 1963. A method of calculating net assimilation rate. *Nature* **200**:814.
- Webb, W., S. Szarek, W. Lauenroth, R. Kinerson, y S. Milton. 1978. Primary Productivity and Water Use in Native Forest, Grassland, and Desert Ecosystems. *Ecology* **59**:1239-1247.
- Wiegand, T., H. A. Snyman, K. Kellner, y J. M. Paruelo. 2004. Do Grasslands Have a Memory: Modeling Phytomass Production of a Semiarid South African Grassland. *Ecosystems* **7**:243-258.

- Wise, M. J., y W. G. Abrahamson. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* **109**:417-428.
- Wise, M. J., y W. G. Abrahamson. 2007. Effects of Resource Availability on Tolerance of Herbivory: A Review and Assessment of Three Opposing Models. *The American Naturalist* **169**:443-454.
- Wraith, J. M., D. A. Johnson, R. J. Hanks, y D. V. Sisson. 1987. Soil and plant water relations in a crested wheatgrass pasture: response to spring grazing by cattle. *Oecologia* **73**:573-578.
- Zhao, W., S.-P. Chen, y G.-H. Lin. 2008. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology* **196**:85-99.